

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**CONNECTIVITÉ GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE LA
MYE COMMUNE (*MYA ARENARIA*) SOUS DIFFÉRENTES
ÉCHELLES SPATIALES ET TEMPORELLES**

Thèse présentée

à l'Université du Québec à Rimouski

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie

en vue de l'obtention du grade de philosophiae doctor (PhD. Sc)

PAR

© PHILIPPE ST-ONGE

Octobre 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

Frédéric Olivier, président du jury, MHNP / ISMER-UQAR

Réjean Tremblay, directeur de recherche, ISMER-UQAR

Jean-Marie Sévigny, codirecteur de recherche, IML

Jean Laroche, examinateur externe, LEMAR-UBO

Dépôt initial le 9 août 2013

Dépôt final le 3 octobre 2013

Au ti-cul de 8 ans qui a un jour
rêvé de devenir zoologiste...

...à mon *Pou* et ma *Palourde*...
...c'est à votre tour de rêver... osez !...

...mais surtout... à *Chantale*.
Celle-ci est juste pour toi,
ainsi qu'au reste de notre vie !

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury et de mon comité de thèse pour avoir eu la patience de lire et de commenter mes travaux. Je remercie Dr. Jean Laroche pour s'être prêté à l'exercice, malgré la distance et malgré mon nom qui lui était encore inconnu. Je remercie également Dr. Frédéric Olivier pour sa rigueur, ses idées, son intérêt envers mon travail, sa facilité d'approche et son don de conter ses histoires vécues avec entrain et humour. Je remercie aussi Dr. Émilien Pelletier pour avoir siégé sur mon comité de thèse, même si l'aspect génétique a pris le dessus sur l'aspect chimique en cours de route.

Je désire aussi réserver un paragraphe pour mon co-directeur, Dr. Jean-Marie Sévigny, qui a su m'enseigner les rudiments d'un domaine qui m'était complètement inconnu au début de mon séjour doctoral, la génétique des populations. Ta patience, ta sagesse, ton ouverture d'esprit, ta rigueur au travail, ta porte qui était toujours ouverte et ton incroyable habileté à trouver tous les typos ont été très appréciés. Tes valeureux conseils vont toujours occuper une place importante dans le cheminement de ma carrière et je me sens privilégié d'avoir été ton dernier étudiant, comme si je détiens maintenant la clé de toute ton expérience et de ta sagesse. Finalement, au-delà des limites professionnelles, j'ai su comprendre que tu étais un homme serein, rempli d'humanisme, de bonté et de gentillesse. Merci pour tout.

Une thèse de doctorat serait virtuellement impossible sans un directeur. Dans mon cas, c'était nul autre que Dr. Réjean Tremblay, le danseur de disco émérite qui nous a fait tout un show à Saint-Jean au Nouveau-Brunswick et un professeur qui m'a tellement fait

rire lors d'un court séjour à Moncton, qu'il a fallu rebrousser chemin à trois reprises pour prendre la bonne sortie. Aucun autre directeur n'aurait pu mieux cadrer mon type de personnalité. Merci d'avoir autant rigolé de mes blagues, même lorsque celles-ci étaient plutôt moches. Bref, merci de m'avoir accepté comme je le suis, dans toute ma splendeur artistique. Ton niveau de connaissances dans notre domaine m'a toujours grandement impressionné et tu représenteras à tout jamais le modèle idéal du chercheur auquel j'aspire un jour devenir. Je souhaite sincèrement que notre association ne se termine pas ici et qu'elle soit encore à leurs débuts. En espérant un jour se revoir dans des contrées plus brésiliennes et remplies de *cachaça*.

Merci beaucoup à mon superviseur de maîtrise, Dr. Gilles Miron, pour avoir su inculquer en moi la curiosité scientifique et la confiance nécessaire pour continuer ma carrière à un plus haut niveau. Merci à Éric Parent pour ta patience de formateur envers un petit écologiste acadien qui n'avait jamais suivi de cours en biologie moléculaire. Sans toi, cette thèse n'aurait pas été possible. Et désolé pour toutes les péripéties informatiques. Que veux-tu ? Je suis un homme démagnétisant. Merci à Julie Quimper pour m'avoir calmement enseigné que les nombres que je voyais partout dans mes bases de données génétiques étaient des longueurs de fragments et d'allèles. Un merci tout spécial à Éric Tremblay, Léophane LeBlanc et Firmin LeBlanc du Parc National Kouchibouguac du Canada pour m'avoir accommodé avec brio lors de mon séjour sur le terrain à l'été 2010. Merci pour votre confiance et merci d'avoir pris soin de notre premier anniversaire de mariage à moi et à mon épouse en nous réservant la grosse section du camping de groupe à nous seuls. Merci à Philippe Galipeau pour sa patience extrême lors de nos travaux de terrain. Merci à Efflam Guillou pour avoir pris en charge toutes les données non-analysées dans le cadre de cette thèse. Merci à Chantal Gionet et Marie-Josée Abgrall pour vos connaissances larvaires. Merci à tous les membres de mon laboratoire et mes collègues de bureau pour avoir allégé l'atmosphère lorsque j'en avais besoin, spécialement Sahar, Sarah, Wahiba et Rémi.

Lorsque je suis arrivé à Rimouski de la Péninsule Acadienne, je ne connaissais personne. C'est grâce à la Ligue d'Improvisation de Rimouski (LIR) que je me suis fait, durant mes cinq années dans le Bas Saint-Laurent, ce que je peux aisément décrire comme étant des amis pour la vie. Alain, Caro, Soliel, Louis, Stéphanie, Catherine, Geneviève, Philippe, Karine, Alexandre, Marc-Antoine, Caroline, Jocelyn, Rémy, Martin, Andréanne et Steven. Merci à mon groupe de musique, Good Hazard Trio, et désolé de vous avoir quitté si tôt.

Merci à ma belle-famille, Julie, Nicolas, Romain, Karyne, Hugo, Adélie, Guillaume, Gertrude, Jean-Louis et Louise pour tout votre support. Merci à mes beaux-frères Éric et Frédéric pour votre compagnie et vos mots d'encouragement. Merci à tous mes neveux/nieces, Roxane, Samuel, Guillaume, Vincent et Geneviève qui me rappellent toujours à quel point la vie était facile lorsque j'avais 7, 10 et 12 ans. Merci à ma grande soeurette Josée, celle qui m'a initié aux sciences et celle qui me met toujours en valeur dans mes poursuites académiques et dans ses cours de sciences secondaires. Je t'aime et je m'ennuie beaucoup. Merci beaucoup à ma petite soeurette Lyne qui a toujours eu le bon mot juste à me dire durant les hauts et les bas de mon doctorat. Merci d'être aussi humaine et chaleureuse. Je t'aime et je m'ennuie tout autant. Un merci spécial à papa et maman, qui ne comprennent pas toujours ce que je fais, mais qui voient et reconnaissent l'ardeur au travail que j'ai placé dans mes études pendant toutes ces années. Vos yeux remplis de fierté lors de l'annonce de mon obtention de mon Ph.D. vont à jamais restés gravés dans ma mémoire. Merci pour votre générosité et votre temps de gardiennage durant les derniers moments de ma rédaction de thèse et de notre préparation pour notre grand départ. Mais surtout, merci de comprendre la dure réalité imposée par mon champ de carrière et d'accepter de voir grandir vos deux petits derniers via ordinateur. Il me brise le cœur de vous quitter mais sachez que votre garçon s'est rendu loin dans son cheminement de vie et qu'il aura un impact à l'international.

Merci à mon pou et à ma palourde de me rappeler que vous êtes mes deux meilleures publications et que vous êtes à vous seuls les propriétaires de la clé de mon bonheur. Vous êtes une beauté à voir grandir et je souhaite de tout cœur que le futur me réservera beaucoup plus de temps pour vous faire des « a-boum » et des « a-go ». Sachez que votre papa a accompli quelque chose d'extraordinaire et que si lui est capable de le faire, vous l'êtes aussi. Saisissez votre opportunité. C'est à votre tour. *Carpe diem !*

Finalement, cette thèse au grand complet est dédiée à toi mon amour. Merci d'avoir été là à mes côtés tout au long de mon périple, de notre périple. Merci de tes mots d'encouragement, de ta calme présence, de ton assurance que j'étais capable, que j'étais bon, que j'étais intelligent, et que je méritais mon succès. Merci d'accepter que je ne suis pas toujours là à tes côtés. Merci d'accepter toi aussi la dure réalité imposée par mon domaine. Merci d'être présente et disponible pour nos enfants. Merci de m'aimer comme je le suis et merci d'accepter de déménager à plus de 10 000km de ton pays de la patate. Je suis fier que tu sois à mes côtés et je suis fier que nous allions, ensemble, main dans la main, commencer une autre grande aventure. Tu es superbe et tu es à ce jour et seras toujours la meilleure décision que j'ai prise de toute ma vie. Je t'aime.

Ah oui...merci *Mya* d'avoir montré de la structure. Ce fut grandement apprécié.

AVANT-PROPOS

*« Lorsque la lune prend son souffle
et qu'elle aspire la moelle de son maître en abandon,
la grande fortune des trésors sous-marins se dévoile au grand jour.
Quelle richesse ponctuelle!
Des algues brunes se reposent au soleil
derrière le trafic des crabes affamés en célébration
et une sterne opportune plonge habilement
pour ramener deux-trois épinoches à sa demoiselle.
La saline de la lagune parfume la cuisine de l'acadienne
qui berce Ellie, sa petite dernière, sur le balcon
alors que l'acadien prends son premier-né par la main
en lui disant fièrement: "Viens Noah ! Prends cette pelle !
Papa va t'montrer c'qu'on lui a montré quand y'avait ton âge,
alors qu'il n'était qu'un garçon!
On s'en va pêcher des coques! Il faut trouver des trous!
T'en a une? Wow elle est super belle!"
Puisque la mye commune, c'est une histoire familiale
qui dure et dure depuis des générations.
Un scénario où la plage
est le berceau d'un héritage
patrimonial et intergénérationnel.*

La mye commune est un mollusque bivalve benthique

vivant en zone intertidale,
zone où les dunes débusquent l'océan,
où les marées se balancent à leur jeu.
Elle est un muscle marin, enfouie dans son sable
pour fuir son âme animale
alors que sa coquille blanche et fragile,
striée d'une teinte noircie de bleu,
se ferme séquentiellement et instinctivement
aux moindres vibrations pariétales.
De son manteau sort un long siphon, majestueux,
pouvant s'étirer à des milles lieux
et pouvant aspirer quotidiennement
jusqu'à cinquante litres d'eau salée à la verticale
pour ainsi capturer la matière organique dissoute
et les petits copépodes soucieux
d'une existence éphémère
destinée à fournir la mer-mère
d'une sève nourricière et parentale.
Et notre mye se les gave sans trembler
pour se soulager sans scrupule sous son seuil sableux.

La mye commune est aussi une grande cochonne
qui attend la pleine lune à chaque printemps !
Puisque la chaleur augmente et augmente,
elle devient complètement folle de luxure !
Elle gonfle sa grosse gonade fraîchement déglacée,
la remplit d'un éternel lait blanc,
se transforme en nymphomane,
et s'exhibe volontairement le siphon sans censure

*pour le mêler à ceux de ses congénères
dans une forêt de phallus extrapolés du sédiment.
Lorsque la pression de la colonne d'eau est maximale
et que la lune brille sa signature,
les myes synchronisent leur paroxysme orgasmique
en deux temps trois mouvements..et flan!
Une éjaculation massive de milliards de gamètes haploïdes
se rencontrent sous la couverture
et forment des larves trocophores diploïdes
qui grandissent à la merci des courants
Vers une métamorphose qui les caleront jusqu'au fond
où elles s'enfouiront sous la batture.*

*La mye n'est pas seulement
le sujet de mes publications académiques
ou de mes aventures génétiques.
La mye commune est aussi l'amie commune
de mon âme, de mon quotidien et de mon intellect.
Elle figure parmi la courte liste des cinq personnages
qui ont érigé mon historique
avec ma voix, mon égo, ma femme et mon fitness
qui complètent le grand club sélect ! »*

Philippe St-Onge

Slam gagnant performé à la Ligue de Slam du Bas-St-Laurent (2011)

RÉSUMÉ

Les études de la structure génétique des populations à de faibles échelles spatiales et temporelles ainsi que les études de l'évolution des signatures génétiques au cours de l'ontogénie pourraient donner plus d'informations sur les processus du recrutement et de la connectivité larvaire que les études à plus grande échelle géographique. Toutefois, les études comparant ces échelles contrastées sont peu nombreuses dans la littérature scientifique et représentent le thème central de cette thèse. L'hypothèse générale qui y est discutée est que *la réduction des échelles spatiales et temporelles permet la détection de patrons génétiques spécifiques aux mécanismes écologiques de la connectivité larvaire des populations d'invertébrés à cycle bentho-pélagique et indépendants de la connectivité des populations à plus grande échelle*. Cette thèse est composée de trois chapitres qui font le lien entre ces différentes échelles de la connectivité génétique des populations de la mye commune *Mya arenaria*. Le Chapitre 1 de cette thèse rapporte le développement d'une série de huit marqueurs microsatellites spécifiques à la mye en utilisant une bibliothèque génomique enrichie de microsatellites et un clonage avec la bactérie *Escherichia coli* et le plasmide *MI3*. Le Chapitre 2 teste l'hypothèse de présence de structure génétique des populations de la mye commune (*Mya arenaria*) à l'échelle de la province biogéographique des zones « *Tempérées Froides du Nord-Ouest Atlantique* » (CTNA) en mettant l'emphasis sur le golfe du Saint-Laurent (GSL). Vingt-deux échantillons de *Mya arenaria* couvrant sept écorégions marines ont été recueillis entre 2001 et 2010 et génotypés à l'aide de sept des huit marqueurs microsatellites développés au Chapitre 1. Les résultats ont montré une forte différenciation régionale avec une observation de six groupes génétiquement distincts: (1) Nord du GSL, (2) Îles-de-la-Madeleine, (3) Sud du GSL, (4) Bas-Canada Atlantique, (5) Côtes Américaines et (6) Europe du Nord. Cette structure génétique, soutenue peu importe l'approche statistique utilisée, ne reflète pas les limites géographiques établies par

les écorégions marines pour l'espèce étudiée. Un déclin latitudinal de la richesse allélique suggère une expansion post-glaciaire nordique dans l'historique de colonisation de l'espèce. Bien que la distance géographique explique la variation génétique détectée dans le sud du CTNA, l'hétérogénéité génétique accrue observée dans le nord du CTNA s'explique plutôt par un isolement par la distance, les effets du paysage marin et les processus sélectifs potentiels agissant au niveau du locus *Mar5*. L'exclusion de *Mar5* des analyses induit la détection de trois groupes génétiquement distincts plutôt que six. Le Chapitre 3 émet l'hypothèse qu'un groupe de recrues de *Mya arenaria* produites lors d'une unique « *Ponte Partielle Synchron* » (PSS) soit génétiquement distinct de ceux provenant des autres PSS observées au cours du même cycle de reproduction. L'accumulation de plusieurs PSS pourrait conduire à l'annulation de la théorie écologique de la « *Loterie du Succès Reproducteur* » (SRS). Les larves et post-larves furent suivies et recueillies pendant 13 semaines consécutives lors d'un cycle complet de reproduction de *M. arenaria*. Les analyses de Θ_{ST} par paire n'ont révélé aucune différence de fréquence allélique entre les groupes de recrues. De plus, aucune réduction de la diversité génétique n'a été détectée chez les recrues relativement aux adultes, deux prédictions de la SRS. Toutefois, un échantillon de jeunes véligères (E1) ainsi que deux échantillons post-larvaires (P8 et P10) ont chacun montré un taux de parenté génétique plus élevé que prévu par le hasard à l'intérieur de leur échantillon ($P < 0,001$, $0,025$ et $0,05$, respectivement). Le lot E1 présente même cinq relations de même fratrie et 49 relations de demi-fratrie ainsi qu'un lien significatif de parenté avec plus de 80% de tous les autres échantillons, suggérant une forte rétention larvaire dans le site étudié. Il s'agit de la toute première étude réalisée chez un bivalve marin qui réussit à montrer directement la rétention larvaire et l'agrégation familiale de larves dans la colonne d'eau et sur le substrat. Finalement, cette étude révèle la présence de SRS par l'utilisation d'analyses de parenté génétique alors que les analyses de différenciation génétique traditionnelles n'avaient pas réussi à en montrer. *Mots clés* : génétique des populations, *Mya arenaria*, rétention larvaire, microrépartition génétique, agrégation familiale, microsatellites, connectivité des populations.

ABSTRACT

Population genetic structure studies carried out at small spatial and temporal scales as well as studies about the evolution of genetic signatures throughout larval ontogeny could provide more information on the recruitment and population connectivity processes than larger geographical scale studies. However, studies evaluating these contrasted scales are scarce in the scientific literature and represent the central theme of this thesis. The general hypothesis here discussed is that *a reduction in spatial and temporal scales allows for the detection of genetic patterns that are specific to the ecological mechanisms of larval connectivity for benthic-pelagic marine invertebrates and independent of population connectivity patterns found at larger scales*. This thesis comprises three chapters that make the link between scales of population connectivity for the softshell clam (*Mya arenaria*). Chapter 1 reports the development of a series of eight microsatellite markers specific to the species by using an enriched microsatellite genomic library along with *Escherichia coli* bacterial cloning and the *M13* plasmid. Chapter 2 tested the hypothesis of spatial genetic structure in softshell clam (*Mya arenaria*) populations sampled at the scale of the « Cold Temperate Northwest Atlantic » (CTNA) with an emphasis in the Gulf of St. Lawrence (GSL). Twenty-two *Mya arenaria* samples spanning seven marine ecoregions were collected between 2001 and 2010 and genotyped at seven out of eight microsatellite loci developed in Chapter 1. Results showed strong regional differentiation with six distinct genetic clusters: (1) Northern GSL, (2) Magdalen Archipelago, (3) Southern GSL, (4) Lower Atlantic Canada, (5) US Coasts and (6) Northern Europe. Population structure was supported no matter the statistical approach and generally does not reflect the geographical limits of marine ecoregions for the studied species. A latitudinal cline in allelic richness provides evidence for a northward post-glacial expansion range for this species. While geographical distance explains the genetic variation detected in southern CTNA, increased

heterogeneity observed in northern CTNA can be explained by isolation by distance, marine landscaping and presumable selective processes acting at the *Mar5* locus. Exclusion of *Mar5* from analyses resulted in the detection of three genetic clusters instead of six. Chapter 3 postulates that a group of recruits issued from a single « *Partial Synchronized Spawning* » (PSS) event is genetically differentiated from those issued from other PSS events of the same reproductive cycle. It also postulates that the accumulation of several distinct PSS events will cancel out the effects of the « *Sweepstakes Reproductive Success* » (SRS) ecological theory. Larvae and post-larvae were thus monitored and collected over 13 consecutive weeks during an entire *M. arenaria* reproductive cycle. The pairwise Θ_{ST} analyses did not reveal any difference between samples. In addition, no reductions in gene diversity were detected in larval and post-larval samples relatively to adults. Individuals belonging to the first sample of early veligers (E1) and the last two samples of post-larvae (P8 and P10) were found to be more significantly kin-aggregated than randomly expected ($P < 0.001$, 0.025 and 0.05, respectively) with E1 showing five full-sib and 49 half-sib dyads. The E1 sample was also found to be significantly more related than randomly expected to more than 80% of all samples, thus strongly suggesting the presence of larval retention. This represents the very first study carried out on a marine bivalve that succeed at showing direct evidence of larval retention and kin-aggregated larvae inside the water column and on the substrate. Finally, this study revealed the presence of SRS using genetic relatedness analyses where differentiation analyses had previously failed.

Keywords : genetic population structure, *Mya arenaria*, larval retention, genetic patchiness, kin-aggregation, microsatellite markers and population connectivité

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	IX
AVANT-PROPOS.....	XIII
RÉSUMÉ	XVII
ABSTRACT.....	XIX
TABLE DES MATIÈRES.....	XXXI
LISTE DES TABLEAUX.....	XXIII
LISTE DES FIGURES	XXVII
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	XXXIII
LISTE DES SYMBOLES.....	XLI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
A. RECRUTEMENT ET DISPERSION LARVAIRE.....	1
B. CONNECTIVITE DES POPULATIONS.....	2
C. METHODES D’EVALUATION DE LA CONNECTIVITE.....	10
D. STRUCTURE GENETIQUE A GRANDE ECHELLE	12
E. REDUCTION DE L’ECHELLE SPATIALE	15
F. HYPOTHÈSE GÉNÉRALE	22
G. MYE COMMUNE (<i>MYA ARENARIA</i>)	22
H. LE GOLFE DU SAINT-LAURENT (GSL).....	24
I. MARQUEURS GENETIQUES.....	26

J. STRUCTURE DE LA THESE	27
CHAPITRE 1 ISOLATION ET CARACTERISATION DE HUIT NOUVEAUX MARQUEURS MICROSATELLITES CHEZ LA MYE COMMUNE (<i>MYA</i> <i>ARENARIA</i>)	29
1.1 RESUME	30
1.2 ISOLATION AND CHARACTERIZATION OF EIGHT NOVEL MICROSATELLITE MARKERS FOR THE SOFTSHELL CLAM (<i>MYA</i> <i>ARENARIA</i>)	31
CHAPITRE 2 FORTE DIFFERENCIATION DES POPULATIONS DE LA MYE COMMUNE (<i>MYA ARENARIA</i>) ECHANTILLONNEES DANS SEPT ECOREGIONS MARINES BIOGEOGRAPHIQUES : POSSIBILITE DE SELECTION ET ISOLATION PAR LA DISTANCE	39
2.1 RESUME	40
2.2 STRONG POPULATION DIFFERENTIATION OF SOFTSHELL CLAMS (<i>MYA ARENARIA</i>) SAMPLED ACROSS SEVEN BIOGEOGRAPHIC MARINE ECOREGIONS : POSSIBLE SELECTION AND ISOLATION BY DISTANCE	41
CHAPITRE 3 VARIANCE TEMPORELLE DANS LE SUCCES REPRODUCTEUR D'UN BIVALVE MARIN A PONTE PARTIELLE REVELEE PAR UN MAINTIEN D'AGREGATION FAMILIALE DURANT L'ONTOGENESE LARVAIRE	81
3.1 RESUME	82
3.2 MOLECULAR TOOLS TO TRACK LARVAL ONTOGENY OF A PARTIALLY SPAWNING MARINE BIVALVE: WHAT CAN WE LEARN ABOUT RECRUITMENT?	83
CHAPITRE 4 CONCLUSION	119
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	157

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Characteristics of eight microsatellite loci analysed on 25 softshell clams (<i>Mya arenaria</i>) from Richibucto, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada)	35
Table 2: Statistics calculated over seven microsatellite loci for 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites with GPS coordinates and year of sampling. Significant F_{IS} values (Bonferoni-adjusted nominal level of 0.032% after 3080 randomisations) are shown in bold font with asterisk	45
Table 3: Global descriptive statistics calculated over all samples of <i>Mya arenaria</i> individuals genotyped at seven microsatellite loci. Within-sample inbreeding coefficients ($_{ws}F_{IS}$) showing significant deficiencies in heterozygotes are highlighted in bold font with asterisk (after 1000 allele randomisations)	53
Table 4: Descriptive statistics of each sample of <i>Mya arenaria</i> individuals genotyped at seven microsatellite loci. Significant F_{IS} values are highlighted with bold font and asterisk	54
Table 5: Pairwise Θ_{ST} values (above diagonal) and Jost's (2008) mean pairwise D_{EST} across loci (below diagonal) between 22 <i>Mya arenaria</i> samples using seven microsatellite markers. Significant values are indicated in underlined bold font. See Table 2 for more information on population labels.....	59

- Table 6: Probabilities of membership as determined with STRUCTURE to each of the six clusters ($K = 6$) when the locus *Mar5* is included and to each of the three clusters ($K = 3$) when *Mar5* is excluded from analyses. The most probable cluster for each population is indicated in bold underlined font for both analyses. 63
- Table 7: Pairwise Θ_{ST} values (above diagonal) and Jost's (2008) mean pairwise D_{EST} across loci (below diagonal) between 22 *Mya arenaria* samples using six microsatellite markers (all but *Mar5*). Significant values are indicated in underlined bold font. 69
- Table 8: Information regarding 13 consecutive weeks of *Mya arenaria* sampling in Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 046°31'N, 064°41'W). 91
- Table 9: Sample-specific genetic characteristics and global statistics calculated over seven microsatellite. Included are 10 temporal samples of larval and post-larval *Mya arenaria* individuals and an additional sample of adults, all collected in Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 46°31'N, 64°41'W) . Samples are labeled with letters to indicate ontogenic stages (E = early veliger larvae under 160 μm of shell length, L = late veliger larvae over 160 μm of shell length, P = post-larvae, A = adults) and with numbers to indicate week of collection..... 97
- Table 10: Relative performance (bias and residual mean-squared error) of seven different relatedness estimators for six variable levels of kinship and true relatedness (R_{XY}) : (1) mixed dyads ; (2) unrelated dyads ; (3) second cousin dyads ; (4) first cousin dyads ; (5) half-siblings and double first cousin dyads ;

and (6) full-siblings. The best estimator at each variable is highlighted in bold font for each level of kinship 101

Table 11: Mean within-sample (diagonal) and among-sample (above diagonal) individual pairwise relatedness coefficients (IPR_{XY}) calculated with the COANCESTRY v.1.0.1.2. software (Wang 2011) between each combination of *Mya arenaria* larval and post-larval samples including the Bouctouche Bay (A) adult reference sample. Number of dyads (n) used for the calculation of each mean is included in parantheses below each mean in italic font. Sample pairings containing significantly more related individuals than randomly expected are presented in bold font with asterisks ($> 95\%^*$, $> 97.5\%^{**}$, $> 99\%^{***}$)..... 102

Table 12: Descriptive statistics at seven microsatellite loci for each of the 10 temporal samples of *Mya arenaria* larval and post-larval individuals and two reference samples of adults collected in Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 46°31’N, 64°41’W) and the Southern Gulf of St. Lawrence (SGSL) genetic cluster (St-Onge et al. 2013) 105

Table 13: Global descriptive statistics at each of seven microsatellite loci for all 11 samples of *Mya arenaria* larvae, post-larvae and adults originating from Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 46°31’N, 64°41’W) including the additional adult reference sample originating from the Southern Gulf of St. Lawrence (SGSL) genetic cluster (St-Onge et al. 2013). Total inbreeding coefficients (F_{IS}) showing significant deficiencies in heterozygotes are highlighted in bold font with asterisk (after 1000 randomisations)..... 108

Table 14: Pairwise Θ_{ST} values (above diagonal) and mean pairwise D_{EST} across loci (below diagonal) between all 12 <i>Mya arenaria</i> samples. Values lying outside the 95% confidence interval of the mean variance over loci are indicated in bold font. See Table 8 for information on sample labels	109
Table A1: Allelic frequencies of the <i>Mar1</i> microsatellite locus for all 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites (see Table 2 for more information on population labels)	141
Table A2: Allelic frequencies of the <i>Mar3</i> microsatellite locus for all 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites (see Table 2 for more information on population labels)	143
Table A3: Allelic frequencies of the <i>Mar4</i> microsatellite locus for all 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites (see Table 2 for more information on population labels)	145
Table A4: Allelic frequencies of the <i>Mar5</i> microsatellite locus for all 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites (see Table 2 for more information on population labels)	149
Table A5: Allelic frequencies of the <i>Mar6</i> microsatellite locus for all 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites (see Table 2 for more information on population labels)	151
Table A6: Allelic frequencies of the <i>Mar7</i> microsatellite locus for all 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites (see Table 2 for more information on population labels)	152
Table A7: Allelic frequencies of the <i>Mar8</i> microsatellite locus for all 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites (see Table 2 for more information on population labels)	154

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Cycle de vie et de recrutement de la mye commune (<i>Mya arenaria</i>)	3
Figure 2 : Modèles classiques de génétique des populations liés à la connectivité.....	4
Figure 3 : Comportement larvaire de la migration verticale pour échapper aux courants descendants et ascendants	7
Figure 4 : Relation inverse entre la température de l'eau et la taille maximale de la coquille de <i>Mya arenaria</i> lors de la fixation.....	9
Figure 5 : Post-larves de <i>Mya arenaria</i> . A) Stade juvénile (Richibouctou, Nouveau- Brunswick, Canada – longueur totale = 2470 µm). B) Stade récemment métamorphosé (Bouctouche, Nouveau-Brunswick, Canada – longueur totale = 323 µm) et laissant apparaître les lignes de démarcation du prodissoconque I (PI) (croissance vitelline), du prodissoconque II (PII) (croissance larvaire pélagique) et du dissoconque (D) (croissance post-larvaire benthique)	9
Figure 6 : Prises de mesures des concentrations de métaux traces dans la prodissoconque II (PII) d'une post-larve de <i>Mya arenaria</i> à l'aide d'un spectromètre de masse par l'ablation au laser (ICP-MS).....	12
Figure 7 : Carte des écorégions marines de l'Atlantique nord-ouest.....	15

Figure 8 : Nombre de publications ayant cité les travaux clés portant sur la théorie de la « <i>Loterie du Succès Reproducteur</i> » (SRS) publiés entre 1982 et 1994	17
Figure 9 : Taux de mortalité estimé entre les stades de vie des invertébrés marins benthiques.....	20
Figure 10 : Carte de la province biogéographique des zones « <i>Tempérées Froides de l'Atlantique Nord-Ouest</i> » (CTNA) et de sa courantologie	25
Figure 11 : Map of part of the « <i>Cold Temperate Northwest Atlantic</i> » (CTNA) biogeographic province showing the location of 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites and the limits of marine ecoregions (Spalding et al. 2007). Upper inset map shows the O1 and E1 sampling sites. Names, labels and GPS coordinates of each sample are found in Table 2.....	44
Figure 12 : Locus-specific values of Θ_{ST} for each microsatellite marker	51
Figure 13 : Allelic richness ($N = 10$) based on the genotyping of 22 <i>Mya arenaria</i> sampling sites from seven microsatellite markers.....	57
Figure 14 : Summary plots of the 604 <i>Mya arenaria</i> individual coefficients of membership to each inferred cluster obtained with the STRUCTURE software performed with a) six clusters ($K = 6$) and all seven loci (clusters 1 to 6 in Table 6) and with b) three clusters ($K = 3$) and six microsatellite markers (all but <i>Mar5</i>). Shade colors within each plot represent distinct clusters. Sites are labeled as in Table 2 while letters and numbers in cluster name boxes refer to membership probabilities in Table 6.....	61

Figure 15 : Assessment of the most probable number of clusters (K) explaining the genetic structure of *Mya arenaria* individuals ($N = 604$) from 22 samples genotyped with seven microsatellite loci as detected with the ΔK graphical method developed by Evanno et al. (2005). a) Mean ($\pm SD$; $N = 4$) posterior probability data ; b) Mean rate ($\pm SD$; $N = 4$) of change of the likelihood distribution ; c) Mean ($\pm SD$; $N = 4$) absolute values of the second order rate of change of the likelihood distribution ; d) ΔK . Arrows point to the greatest value of ΔK and the most probable number of clusters ($K = 6$) explaining the genetic structure in the dataset.....62

Figure 16 : Isolation by distance analyses performed with and without *Mar5* according to pairwise $\Theta_{ST}(1 - \Theta_{ST})^{-1}$ (Rousset 1997) and D_{EST} (Jost 2008) for three groups of samples : (1) G, N, S, M and V samples ($N = 20$) ; (2) G and N samples ($N = 14$) ; and (3) S, M and V samples ($N = 6$). Significant differences between slopes are marked with the underlined inscription « SIG » presented with the associated P -value.....65

Figure 17 : Delaunay triangulated connectivity network of the 20 CTNA samples with Voronoi tessalations built with the BARRIER v.2.2 software. Grey lines represent the five most probable barriers to gene flow (decreasing probability from A to E) as detected with Monmonier's maximum difference algorithm from pairwise genetic distances (Nei 1978)66

Figure 18 : Assessment of the most probable number of clusters (K) explaining the genetic structure of *Mya arenaria* individuals ($N = 604$) from 22 samples genotyped with six microsatellite loci (all but *Mar5*) as detected with the ΔK graphical method developed by Evanno et al. (2005). A) Mean ($\pm SD$; $N = 4$) posterior probability of data ; b) Mean rate ($\pm SD$; $N = 4$) of change of the likelihood distribution ; c) Mean ($\pm SD$; $N = 4$) absolute values of the second

order rate of change of the likelihood distribution ; d) ΔK . Arrows point to the greatest value of ΔK and the most probable number of clusters ($K = 3$) explaining the genetic structure in the dataset 67

Figure 19 : Relative frequencies of the 182 (light gray) and 170 bp (black) *Mar5* alleles found in three random sampling sites of the a) Northern GSL, b) Southern GSL / Magdalen Archipelago, and c) American Coasts clusters. Relative frequencies of remaining *Mar5* alleles are represented by the other incrementing gray colors 71

Figure 20 : Map showing a part of North America and Atlantic Canada with a close-up on the northern part of the Northumberland Strait where the *Mya arenaria* sampling site of Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 046°31'N, 064°41'W) is located 89

Figure 21 : Gonado-somatic index (GSI) modified from Roseberry et al. (1991) and calculated from adult *Mya arenaria* specimens collected over 13 consecutive weeks from 8 May to 27 July 2010 in Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 046°31'N, 064°41'W). Ticks on the x -axis represent the number of weeks elapsed since the « *First Spawning Event* » (FSE) on 19 May 2010. Sample sizes of each data point are presented in Table 8 with specimens sampled at 0 and 1 week post-FSE pooled together to obtain a variation estimate 90

Figure 22 : Example of a species identification gel carried out to genetically validate bivalve larvae collected in samples with a single step nested multiplex PCR assay that included the universally targeted bivalve 18S rRNA gene primers of varying species. 94

Figure 23 : Mean shell length of sampled groups of *Mya arenaria* larvae and post-larvae in Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 46°31'N, 64°41'W) according to each respective level of ontogeny (E = early veligers, L = late veligers, and P = post-larval recruits) and time of capture since the « *First Spawning Event* » (FSE) on 19 May 2010.....98

Figure 24 : Cartes géographiques de la province biogéographique des zones « *Tempérées Froides de l'Atlantique Nord-Ouest* » (CTNA) montrant la distribution des températures océaniques de surface A) le 1^{er} juin 2010 et B) le 1^{er} juillet 2010 128

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

	<u>Français</u>	<u>English</u>
[γ-³²P]dATP	Désoxyadénosine triphosphate marqué au phosphore-32	Deoxyadenosine triphosphate marked with 32-phosphorus
A	Nucléotide adénosine	Adenosine nucleotide
A	Échantillon référence d'adultes de Bouctouche, N.-B., Canada (Chapitre 3)	Adult reference sample from Bouctouche, N.-B., Canada (Chapter 3)
ADN	Acide désoxyribonucléique	Desoxyribonucleic acid
ANOVA	Analyse de variance	Analysis of variance
bp	Paire de bases nucléotides	Nucleotides bases pair
C	Nucléotide cytosine	Cytosine nucleotide
CI	Intervalle de confiance	Confidence interval
COI	Gène mitochondrial du cytochrome oxydase I	Cytochrome oxydase I mitochondrial gene
Conc.	Concentration d'amorces	Primer concentration
CTNA	zones « <i>Tempérées Froides de l'Atlantique Nord-Ouest</i> »	« <i>Cold Temperate Northwest Atlantic</i> »
D	Dissoconche	Dissoconch
DMSO	Diméthylsulfoxyde	Dimethylsulfoxyde

DNA	Acide désoxyribonucléique	Desoxyribonucleic acid
dNTP	Désoxyribonucléotide	Desoxyribonucleotide
DTT	Dithiothréitol	Dithiothreitol
E	Écorégion marine « <i>Mer du Nord</i> » (Chapitre 2)	« <i>North Sea</i> » marine ecoregion (Chapter 2)
E1	Sylt, SH, Allemagne (Chapitre 2)	Sylt, SH, Germany (Chapter 2)
E1	Échantillon jeunes larves véligères 1 semaine post-FSE (Chapitre 3)	Early veliger larvae sample 1 week post-FSE (Chapter 3)
E2	Échantillon jeunes larves véligères 2 semaines post-FSE	Early veliger larvae sample 2 weeks post-FSE
E5	Échantillon jeunes larves véligères 5 semaines post-FSE	Early veliger larvae sample 5 weeks post-FSE
EDTA	Acide éthylène diamine tétraacétique	Ethylenediaminetetraacetic acid
G	Nucléotide guanosine	Guanosine nucleotide
G	Écorégion marine du « <i>Golfe du Saint-Laurent / Plateau est néo-écossais</i> » (Chapitre 2)	« <i>Gulf of St. Lawrence / Eastern Scotian Shelf</i> » marine ecoregion (Chapter 2)
G1	Saguenay, Qc., Canada	Saguenay, QC, Canada
G2	Baie de Métis, Qc., Canada	Métis Bay, QC, Canada
G3	Pointe-aux-Outardes, Qc., Canada	Pointe-aux-Outardes, QC, Canada
G4	Mingan, Qc., Canada	Mingan, QC, Canada

G5	Havre-aux-Maisons, Qc., Canada	Havre-aux-Maisons, QC, Canada
G6	Baie de Malpèque, I.-P.-E., Canada	Malpeque Bay, PEI, Canada
G7	Tabusintac, N.-B., Canada	Tabusintac, NB, Canada
G8	Parc National Kouchibouguac du Canada, N.-B., Canada	Kouchibouguac National Park of Canada, NB, Canada
G9	Saint-Louis-de-Kent, N.-B., Canada	St-Louis-de-Kent, NB, Canada
G10	Richibouctou, N.-B., Canada	Richibucto, NB, Canada
G11	Bouctouche, N.-B., Canada	Bouctouche, NB, Canada
G12	Antigonish, N.-É., Canada	Antigonish, NS, Canada
G13	Ingonish Harbour, N.-B., Canada	Ingonish Harbour, NS, Canada
<i>Gpi</i>	Glucose-6-phosphate isomérase	Glucose-6-phosphate isomerase
GPS	Système de localisation mondiale	Global Positioning System
GSI	Indice gonado-somatique	Gonado-somatic index
GSL	Golfe du Saint-Laurent	Gulf of St. Lawrence
HCl	Acide chlorhydrique	Chlohydric acid
HS	Relation demi-fratrie	Half-sibling dyad
HWE	Équilibre de Hardy-Weinberg	Hardy-Weinberg equilibrium
ICP-MS	Spectromètre de masse par l'ablation au laser	Laser ablation mass spectrometer
<i>Idh</i>	Isocitrate déshydrogénase	Isocitrate deshydrogenase

ITS-1	Gène ribosomal de l'espaceur interne transcrit 1	Internal transcribed spacer 1 ribosomal gene
FS	Relation de même fratrie	Full-sibling dyad
FSE	« Premier Événement de Ponte »	« First Spawning Event »
KCl	Chlorure de potassium	Potassium chloride
L	Larves véligères matures	Late veliger larvae
L3	Échantillon larves véligères matures 3 semaines post-FSE	Late veliger larvae sample 3 weeks post-FSE
L4	Échantillon larves véligères matures 4 semaines post-FSE	Late veliger larvae sample 4 weeks post-FSE
L6	Échantillon larves véligères matures 6 semaines post-FSE	Late veliger larvae sample 6 weeks post-FSE
Lap	Leucyl-aminopeptidase	Leucyl-aminopeptidase
LB	Bouillon liquide	Liquid broth
LC	Couverture des loci	Loci coverage
M	Écorégion marine « Golfe du Maine / Baie de Fundy »	« Gulf of Maine / Bay of Fundy » marine ecoregion
Mar1	Microsatellite <i>Mya arenaria</i> 1	<i>Mya arenaria</i> microsatellite 1
Mar2	Microsatellite <i>Mya arenaria</i> 2	<i>Mya arenaria</i> microsatellite 2
Mar3	Microsatellite <i>Mya arenaria</i> 3	<i>Mya arenaria</i> microsatellite 3
Mar4	Microsatellite <i>Mya arenaria</i> 4	<i>Mya arenaria</i> microsatellite 4

Mar5	Microsatellite <i>Mya arenaria</i> 5	<i>Mya arenaria</i> microsatellite 5
Mar6	Microsatellite <i>Mya arenaria</i> 6	<i>Mya arenaria</i> microsatellite 6
Mar7	Microsatellite <i>Mya arenaria</i> 7	<i>Mya arenaria</i> microsatellite 7
Mar8	Microsatellite <i>Mya arenaria</i> 8	<i>Mya arenaria</i> microsatellite 8
Mdh	Malate déshydrogénase	Malate deshydrogenase
M1	St-Jean, N.-B., Canada	St-John, NB, Canada
M2	Pembroke, ME, É.-U.	Pembroke, ME, USA
M3	Barnstable, MA, É.-U.	Barnstable, MA, USA
MCMC	Méthode de Monte-Carlo par Chaîne de Markov	Monte Carlo Markov Chain method
MgCl₂	Chlorure de magnesium	Magnesium chloride
Mpi	Mannose phosphate isomérase	Mannose phosphate isomerase
MSS	«Ponte Massive Synchronone»	«Massive Synchronized Spawning»
MuxMar1	Multiplexe PCR d'amorces incluant <i>Mar1</i> , <i>Mar3</i> , <i>Mar4</i> , <i>Mar6</i> et <i>Mar8</i>	Primers PCR multiplex including <i>Mar1</i> , <i>Mar3</i> , <i>Mar4</i> , <i>Mar6</i> and <i>Mar8</i>
MuxMar2	Multiplexe PCR d'amorces incluant <i>Mar5</i> et <i>Mar7</i>	Primers PCR multiplex including <i>Mar5</i> and <i>Mar7</i>
N	Écorégion marine « <i>Sud de la Terre-Neuve</i> »	« <i>South Newfoundland</i> » marine ecoregion
N1	Baie de Little Barasway, T.-N.L., Canada	Little Barasway Bay, NFL, Canada

O	Écorégion marine « <i>Oregon, Washington, côte et plateau de Vancouver</i> »	« <i>Oregon, Washington, Vancouver Coast and Shelf</i> » marine ecoregion
O1	Newport, OR, É.-U.	Newport, OR, USA
P	Post-larves	Post-larvae
P3	Échantillon post-larves 3 semaines post-FSE	Post-larvae sample 3 weeks post-FSE
P5	Échantillon post-larves 5 semaines post-FSE	Post-larvae sample 5 weeks post-FSE
P8	Échantillon post-larvaire 8 weeks post-FSE	Post-larvae sample 8 weeks post-FSE
P10	Échantillon post-larvaire 10 weeks post-FSE	Post-larvae sample 10 weeks post-FSE
PA	Allèle privé	Private allele
<i>Pgd</i>	6-phosphogluconate Déshydrogénase	6-phosphogluconate deshydrogenase
<i>Pgm</i>	Phosphoglycérate mutase	Phosphoglycerate mutase
PI	Prodissoconche I	Prodissoconch I
PII	Prodissoconche II	Prodissoconch II
PCR	Amplification en chaîne par polymérase	Polymerase Chain Reaction
PSS	« <i>Ponte Partielle Synchrone</i> »	« <i>Partial Synchronized Spawning</i> »

RMSE	Erreur moyenne quadratique résiduelle	Residual mean-squared error
rRNA	Acide ribonucléique ribosomique	Ribosomal ribonucleic acid
S	Écorégion marine « <i>Plateau néo-écossais</i> »	« <i>Scotian Shelf</i> » marine ecoregion
S1	Port-Mouton, N.-É., Canada	Port-Mouton, NS, Canada
SD	Écart-type	Standard deviation
SE	Erreur-type	Standard error
SGSL	Groupe génétiquement distinct du Sud du Golfe du Saint-Laurent	Southern Gulf of St. Lawrence genetic cluster
SIG	Significatif	Significative
SLE	Estuaire du Saint-Laurent	St. Lawrence Estuary
SRS	« <i>Loterie du Succès Reproducteur</i> »	« <i>Sweepstakes Reproductive Success</i> »
SSNM-PCR	Multiplexe groupé d'amplification en chaîne par polymérase en une étape unique	Single-step nested multiplex polymerase chain reaction
SST	Température de surface de la mer	Sea surface temperature
T	Nucléotide thymine	Thymine nucleotide
T_M	Température d'anneau	Annealing temperature
TrioML	Méthode de probabilité maximale triadique	Triadic maximum-likelihood method

V	Écorégion marine « <i>Virginienne</i> »	« <i>Virginian</i> » marine ecoregion
v/v	Fraction volumique	Volume fraction
V1	Stony Brook, NY, É.-U.	Stony Brook, NY, USA
V2	Baie de Chesapeake, MD, É.-U.	Chesapeake Bay, MD, USA
<i>X-gal</i>	5-bromo-4-chloro-3-indolyl- β -D- galactopyranoside	5-bromo-4-chloro-3-indolyl- β -D- galactopyranoside

LISTE DES SYMBOLES

	<u>Français</u>	<u>English</u>
α	Seuil nominal de significativité	Nominal threshold of significance
$\beta\text{-hat}$	Estimation de la corrélation des gènes intra-groupes et intra-population	Correlation estimate of genes within-groups and within-populations
θ_{ST}	Estimation multi-locus de l'indice de fixation	Multi-locus estimate of the fixation index
AR	Richesse allélique	Allelic richness
$MWLAR$	Richesse allélique moyenne par locus	Mean within-loci allelic richness
$MWSAR$	Richesse allélique moyenne par échantillon	Mean within-sample allelic richness
$SEWSAR$	Erreur-standard de la richesse allélique par échantillon	Standard-error of the within-sample allelic richness
tAR	Richesse allélique totale	Total allelic richness
D_{EST}	Estimation de l'indice de la différenciation réelle	Estimate of the actual differentiation index
F	Distribution de Fisher	Fisher distribution
F_{IS}	Coefficient d'hybridation	Inbreeding coefficient

${}_T F_{IS}$	Coefficient d'hybridation total	Total inbreeding coefficient
${}_{WS} F_{IS}$	F_{IS} par échantillon	Within-sample F_{IS}
F_{ST}	Indice de fixation	Fixation index
${}_{MWS} H_E$	Moyenne de l'hétérozygotie attendue par échantillon	Mean within-sample expected heterozygosity
${}_{NB} H_E$	Hétérozygotie attendue non-biaisée	Non-biased expected heterozygosity
${}_{SEWS} H_E$	Erreur standard de l'hétérozygotie attendue par échantillon	Standard error of the within-sample expected heterozygosity
${}_{MWS} H_O$	Moyenne de l'hétérozygotie observée par échantillon	Mean within-sample observed heterozygosity
${}_{SEWS} H_O$	Erreur standard de l'hétérozygotie observée par échantillon	Standard error of the within-sample observed heterozygosity
K	Nombre de groupes génétiquement distincts inférés	Number of inferred genetic clusters
ΔK	Valeur la plus probable de K	Most probable value of K
$L(K)$	Probabilité postérieure de K	Posterior probability of K
$L'(K)$	Taux de changement de la distribution de $L(K)$	Rate of change of the distribution of $L(K)$
$L''(K)$	Valeur absolue de $L'(K)$	Absolute value of $L'(K)$
n	Nombre d'unités incluses pour le calcul d'une moyenne	Number of units included to calculate a mean
N	Nombre d'individus échantillonnés	Number of sampled individuals

${}_tN$	Taille totale de l'échantillon	Total sample size
${}_mN_A$	Nombre moyen d'allèles détectés	Mean number of alleles detected
N_{ADULTS}	Nombre d'adultes chantillonnés pour calculer le GSI	Number of sampled adults to calculate the GSI
${}_tN_A$	Nombre total d'allèles détectés	Total number of alleles detected
Nb	Nombre de géniteurs	Number of breeders
Nb_{EST}	Nombre estimé de géniteurs	Number of estimated breeders
N_E	Nombre d'individus dont leur ADN fut extrait	Number of individuals that got their DNA extracted
N_{FS}	Nombre de relations de même fratrie	Number of full-siblings dyads
N_{HS}	Nombre de relations de demi-fratie	Number of half-siblings dyads
N_{IA}	Nombre de N_{PI} inclus dans les analyses statistiques	Number of N_{PI} included in statistical analyses
N_{PA}	Nombre d'allèles privés détectés	Number of private alleles detected
${}_tN_{PA}$	Nombre total d'allèles privés Détectés	Total number of private alleles detected
N_{PI}	Nombre de N_E qui ont été génétiquement et positivement identifiés <i>Mya arenaria</i>	Number of N_E that was genetically and positively identified as <i>Mya arenaria</i>
P	Valeur de la probabilité	Probability value
${}_mP_{FS}$	Probabilité moyenne que les FS détectés soient réellement FS	Mean probability of detected FS to to actually be FS

r	Coefficient de corrélation de Pearson	Pearson product-moment correlation coefficient
r^2	Coefficient de détermination	Coefficient of determination
r^2_S	Coefficient de détermination de Spearman	Spearman coefficient of determination
R_{XY}	Coefficient de parenté	Relatedness coefficient
IPR_{XY}	Coefficient de parenté par paire d'individus	Individual pairwise relatedness coefficient
ΔIPR_{XY}	Différence des moyennes de IPR_{XY} entre deux groupes de dyades	Difference of mean IPR_{XY} between two groups of dyads
S	Salinité	Salinity
t	Distribution de Student- t	Student- t distribution
T	Température	Temperature
V_{WS}	Volume d'eau échantillonné	Volume of water sampled

INTRODUCTION GÉNÉRALE

A. RECRUTEMENT ET DISPERSION LARVAIRE

Un des buts communs des écologistes est de bien comprendre la dispersion larvaire afin d'aider au bon développement des modèles prédictifs de recrutement. Ces modèles peuvent être utiles dans plusieurs domaines comme les études d'impact et d'établissement des espèces invasives, les effets des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes marins, la mise en place des mesures de conservation d'espèces en péril, la gestion des ressources halieutiques, et, surtout, la planification des zones marines protégées (Botsford et al. 2001, Levin 2006, Fogarty & Botsford 2007, Waples et al. 2008, Costello 2009, Christie et al. 2010b, So et al. 2011, Berry et al. 2012). Ces modèles doivent donc tenir compte d'une série de facteurs océanographiques et biologiques connus incluant, par exemple, la courantologie, la durée de la phase larvaire, le comportement larvaire dans la colonne d'eau, la densité des agrégats larvaires, la présence de prédateurs ou les conditions environnementales thermales et trophiques (Lutz & Jablonski 1978, Shanks et al. 2003, Siegel et al. 2003, Shanks 2009, Toupoint et al. 2012a).

L'étude de la dispersion larvaire chez les invertébrés marins est un domaine complexe en écologie marine (Gilg & Hilbish 2003, Levin 2006, Cowen & Sponaugle 2009, Weersing & Toonen 2009). Cette complexité repose en partie sur les cycles de vie de ces organismes qui incluent, entre autres, différents comportements de reproduction et/ou de sélection sexuelle (Levin & Bridges 1995, Lin & Soong 2009, Soong et al. 2009), une fertilisation interne ou externe (Levitan 1995, Levitan & Petersen 1995, Bishop 1998, Bode & Marshall 2007, Lasker et al. 2008) ainsi qu'une dispersion s'effectuant dans un environnement marin chaotique et difficile à modéliser (Thorson 1950, Roegner 2000, Siegel et al. 2003, Porri et al. 2008, Jolly et al. 2009).

Plusieurs espèces, dont la majorité des bivalves marins, sont caractérisées par un mode de vie sédentaire lors de la phase adulte (Strathmann 1974, Kenchington et al. 2006, Shields et al. 2010) et d'une libération plus ou moins synchronisée des gamètes dans la colonne d'eau où s'effectue la fertilisation externe (Langton et al. 1987, Morgan 1995, Rios et al. 1996, Baez et al. 2005, Dukeman et al. 2005). La larve produite en milieu pélagique est alors soumise à un transport avec la courantologie locale (Thorson 1950, Le Pennec et al. 2003, LeBlanc & Miron 2006, Shields et al. 2010, Landry & Miron 2011, Santos et al. 2012) qui sera modulé par une variété de comportements dans la colonne d'eau (Andre et al. 1993, Tamburri et al. 1996, Shanks & Brink 2005, Knights et al. 2006, Yoshinaga et al. 2010, Miller & Morgan 2013). Une fois devenue compétente, la larve peut se métamorphoser et se fixer sur le substrat benthique (Armonies & Hellwig-Armonies 1992, Martel et al. 2001, Huxham & Richards 2003, LeBlanc & Miron 2006, Landry & Miron 2011) ou retarder sa métamorphose le plus longtemps possible si les conditions de fixation ne sont pas optimales (Bayne 1965, Pechenik 1990, Pernet et al. 2003, Toupoint et al. 2012ab). Chacune de ces étapes du recrutement (Figure 1) est contrôlée par une série de facteurs biotiques et abiotiques qui peuvent varier selon l'espèce, le site d'étude ou la période d'échantillonnage. La dispersion larvaire et le recrutement des invertébrés benthiques deviennent alors des phénomènes très difficiles à modéliser (Levin 2006, Cowen & Sponaugule 2009).

B. CONNECTIVITE DES POPULATIONS

Une population peut être définie comme un ensemble d'individus qui interagissent ensemble et qui possèdent une durée de vie limitée (Hanski & Gilpin 1991). Une métapopulation peut quant à elle se définir comme un groupe de populations qui interagissent ensemble au niveau de leur maintien et renouvellement, de leur extinction et de l'établissement de nouvelles populations par la colonisation d'habitats libres (Levins 1970, Hanski & Gilpin 1991, Hanski 1999, Moilanen & Hanski 2001). La connectivité des populations est essentiellement l'échange d'individus de même espèce d'une population à une autre (Cowen et al. 2006, Cowen & Sponaugule 2009) et se limite aux frontières

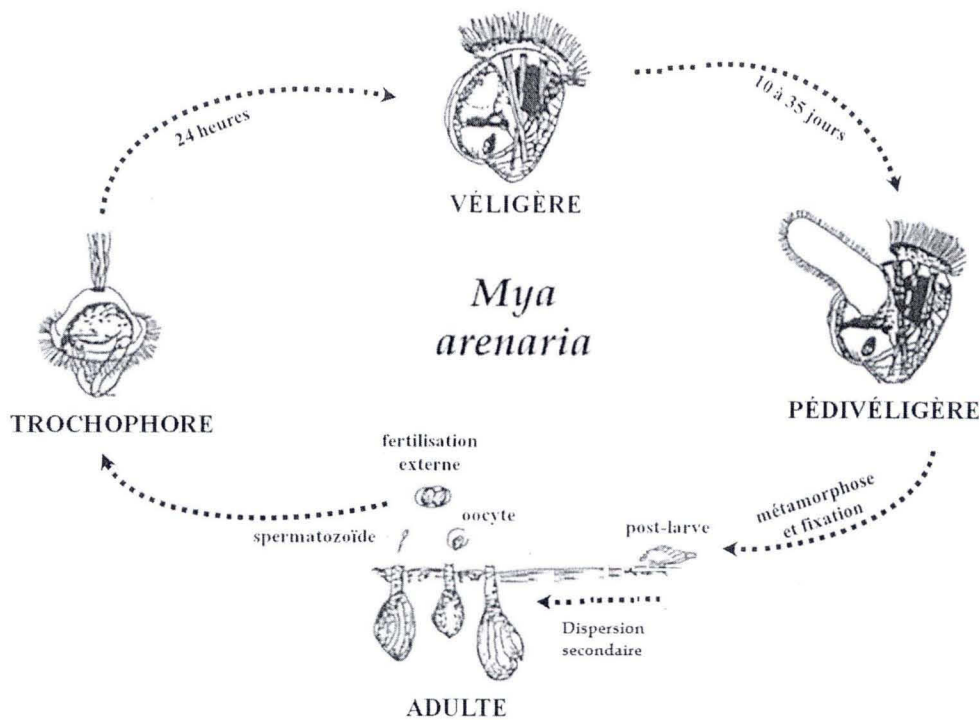


Figure 1 : Cycle de vie et de recrutement de la mye commune (*Mya arenaria*).

définies par une métapopulation (Levins 1970, Hanski & Gilpin 1991). Le lien parental ou de descendance qui existe entre les individus provenant de ces populations peut se relier aux taux de migration et de flux génique entre les populations (Moilanen & Hanski 2001) selon une série de modèles classiques de génétique des populations (Figure 2) comme le modèle du continent-île, le modèle de l'île, le modèle du tremplin unidimensionnel et le modèle du tremplin bidimensionnel (Wright 1931, 1943, Kimura & Weiss 1964, Takahata & Nei 1984, Hartl & Clark 1997, Matabos et al. 2008). La connectivité larvaire est quant à elle une composante temporelle de la connectivité des populations puisqu'elle fait le lien entre les stades larvaires et post-larvaires durant un seul cycle de reproduction (Becker et al. 2007, Christie et al. 2010b, Saenz-Agudelo et al. 2012). Cette connectivité larvaire peut différer d'un cycle de reproduction à un autre et module l'état de la connectivité finale des populations suite à l'accumulation de plusieurs cycles s'étalant sur plusieurs générations.

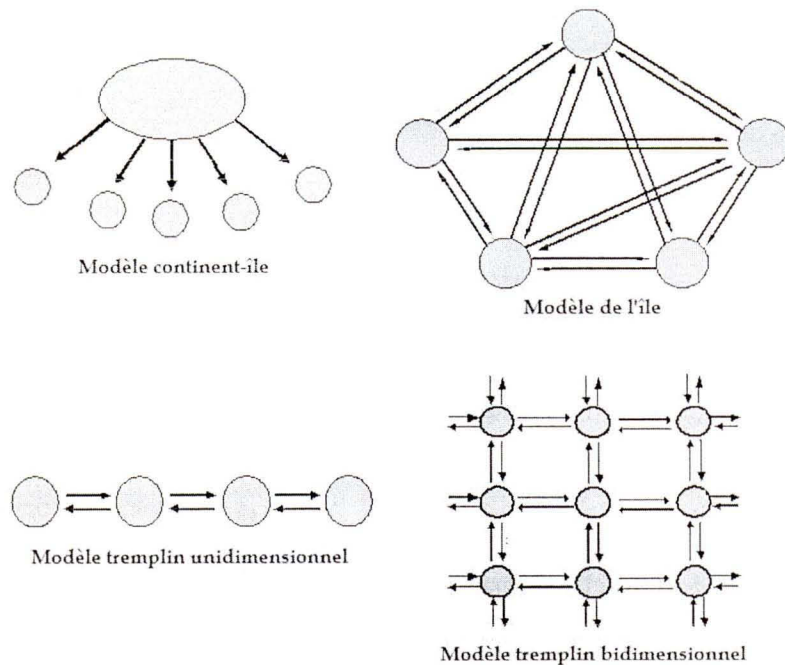


Figure 2 : Modèles classiques de génétique de population liés à la connectivité.

Inspirée de Wright (1943), Kimura & Weiss (1964) et Hartl & Clark (1997).

L'étude de la connectivité des populations des invertébrés marins possédant une phase de dispersion larvaire et un mode de vie sédentaire au stade adulte devient particulièrement révélatrice sur les processus de dérive larvaire car les géniteurs demeurent relativement immobiles et n'effectuent aucune migration (Sotka et al. 2004, Cowen et al. 2007, Pineda et al. 2007, Cowen & Sponaugule 2009, Ayata et al. 2010), contrairement aux espèces de poissons qui peuvent facilement se déplacer et périodiquement changer le lieu où ils effectuent leur frai. Chez les espèces d'invertébrés endobenthiques vivant en substrats meubles comme la mye commune *Mya arenaria*, les individus peuvent se disperser par transport sédimentaire ou par dérive byssale sur quelques centaines de mètres

durant leur période exploratoire et suite à leur fixation (Figure 1) (Sigurdsson et al. 1976, Emerson & Grant 1991, Armonies & Hellwig-Armonies 1992, Günther 1992, Armonies 1996, Hunt et al. 2003, Hunt 2004, 2005, St-Onge & Miron 2007, Redjah et al. 2010). Cependant, ce phénomène s'observe majoritairement durant le stade de vie juvénile lorsque l'énergie est investie dans la croissance plutôt que dans la reproduction. La mye commune atteint normalement la maturation sexuelle entre 30 et 40mm de longueur de coquille (Brousseau 1978a). Ces tailles correspondent à une profondeur d'enfouissement moyenne entre 8 et 13cm sous la surface benthique (Zwarts & Wanink 1989) à l'abri du transport sédimentaire. Étant retrouvées enfouies à plus de 5cm sous la surface benthique, les myes juvéniles mesurant 20mm de longueur de coquille et vivant en milieu sablo-vaseux semblent quant à elles plutôt résistantes à une remise en suspension (St-Onge & Miron 2007) et surtout moins habiles à se réenfouir si préalablement transportée par les sédiments (St-Onge et al. 2007). Puisque la mye peut être considérée sédentaire une fois qu'elle atteint la maturité sexuelle, le trajet réel des larves pélagiques à partir de leur lieu de naissance peut donc être correctement interprété par une connexion directe entre le géniteur et sa progéniture. Les connaissances reliées à la dispersion larvaire peuvent être extrapolées suite à des études réalisées au niveau de la connectivité des individus entre les stades larvaires et post-larvaires. Afin de mieux comprendre le lien qui existe entre la durée de la phase larvaire, les paramètres environnementaux, les caractéristiques océanographiques et la physiologie larvaire, il est primordial d'acquérir de l'information sur l'état de cette connectivité (Cowen et al. 2006, Cowen & Sponaugule 2009).

Le maintien des populations d'invertébrés marins possédant une phase larvaire pélagique dépend d'abord d'un apport initial de larves dans la colonne d'eau (Underwood & Fairweather 1989, Young 1990, Olafsson et al. 1994, Todd 1998). L'apport de larves chez une population peut être assuré entre deux extrêmes (Figure 2): (1) par les activités reproductives des populations sources avoisinantes suite à une dérive larvaire sur une plus ou moins grande distance (Vuilleumier et al. 2010); et (2) par un phénomène de rétention larvaire (auto-recrutement) provenant de l'activité reproductive de leurs propres congénères. L'évaluation de l'importance du recrutement local par rapport à celle de la

dispersion larvaire demeure encore de nos jours un des plus grands défis à surmonter dans le domaine de l'écologie du recrutement des organismes marins (Cowen et al. 2000, Jones et al. 2005, Piggott et al. 2008, Morgan et al. 2009, Saenz-Agudelo et al. 2009, Morgan & Fisher 2010). Encore très peu d'études ont réussi à ce jour à l'évaluer avec succès malgré une augmentation considérable de tentatives depuis les dernières années (Cowen et al. 2000, Barnay et al. 2003, Ellien et al. 2004, Levin 2006, Cowen & Sponaugle 2009, Ayata et al. 2010, Christie et al. 2010ab).

On a longtemps cru que la distance parcourue par les larves était directement proportionnelle à la durée de la phase larvaire (Thorson 1961, Todd 1998, Pineda et al. 2007, Shanks 2009, Weersing & Toonen 2009, Faurby & Barber 2012). Cette hypothèse impliquait que le recrutement des populations d'organismes possédant une phase larvaire de plusieurs semaines était beaucoup plus dépendant des géniteurs des populations avoisinantes que de congénères locaux (rétention larvaire) causant ainsi une absence de différenciation génétique entre les populations. Cependant, il existe présentement un changement de perception concernant ces concepts (Todd 1998, Hauser & Carvalho 2008, Ovenden 2013) puisque de plus en plus d'études sur des espèces à développement larvaire de plusieurs jours ou de plusieurs semaines suggèrent la présence de mécanismes de rétention larvaire (Lamare 1998, Barnay et al. 2003, Ellien et al. 2004, Shanks & Brink 2005, Piggott et al. 2008, Morgan et al. 2009, Ayata et al. 2010, Morgan & Fisher 2010, van der Meer et al. 2013).

La rétention larvaire est susceptible de représenter une stratégie efficace pour les recrues. Celles-ci subissent les mêmes conditions environnementales que leurs géniteurs ce qui devrait se traduire par un potentiel adaptatif favorisant la survie, la croissance et la reproduction. Le comportement larvaire face aux conditions hydrodynamiques pourrait être le principal responsable de cette rétention (Queiroga & Blanton 2004, Shanks & Brink 2005, North et al. 2008, Bueno et al. 2010, Morgan & Fisher 2010, Lloyd et al. 2012). Plusieurs études ont d'ailleurs démontré la capacité des larves à contrôler leur position verticale dans la colonne d'eau (Knights et al. 2006, Shanks & Shearman 2009, Miller &

Morgan 2013), souvent sous la thermocline pour les bivalves (Lloyd et al. 2012), leur permettant d'échapper aux courants de surface et d'éviter leur dispersion vers des sites plus éloignés (Queiroga & Blanton 2004). Ce paramètre comportemental a généralement été ignoré dans les modèles prédictifs de dispersion larvaire et de recrutement puisqu'ils comparaient les larves à des particules inertes, et donc à la merci des courants (Hannan 1984, Armonies & Hellwig-Armonies 1992, Fleeger et al. 1995). L'hypothèse selon laquelle les larves sont transportées passivement avec des courants ascendants et descendants d'un système océanique s'est développée autour du fait que ces courants peuvent être de 10 à 100 fois plus rapides que la vitesse moyenne de nage d'une larve (Butman 1987, Shanks & Brink 2005). Il a toutefois été démontré que malgré la force de ces courants, les larves semblaient demeurer aux mêmes endroits et adopter des comportements défavorables à une dispersion passive et beaucoup plus favorables à une rétention larvaire (Figure 3) (Shanks & Brink 2005, Shanks & Shearman 2009, Bueno et al. 2010, Morgan & Fisher 2010).

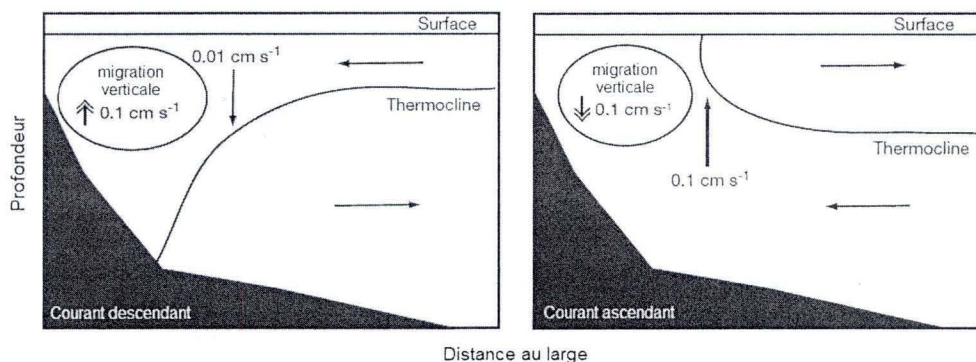


Figure 3 : Comportement larvaire de la migration verticale pour échapper aux courants descendants et ascendants.

Extrait et traduit de Shanks & Brink (2005).

Le comportement larvaire n'est toutefois pas le seul facteur potentiel pouvant expliquer les phénomènes de rétention. En effet, elle est aussi susceptible d'être favorisée

par la présence de discontinuités dans le paysage marin (Skold et al. 2003, Galindo et al. 2006, Selkoe et al. 2008, 2010, Coscia et al. 2013), notamment des barrières géographiques à la dispersion (courants, dunes naturelles, baies, péninsules) ou par des fronts de densité empêchant le mélange adéquat des masses d'eau (Kenchington et al. 2006, Banks et al. 2007, Dupont et al. 2007, Galarza et al. 2009, Zhan et al. 2009, Schunter et al. 2011, Coscia et al. 2013). Plusieurs autres facteurs environnementaux potentiels peuvent également être cités, tels la température de surface des océans et son effet modulateur de la phase larvaire par l'entremise de variations spatio-temporelles de la croissance, du délai de la métamorphose, du métabolisme et tout autre facteur influençant le développement ontogénique des larves (Lutz & Jablonski 1978, Martel et al. 1999, 2000, 2001). Il existe d'ailleurs une relation inverse entre la température du développement larvaire et la taille de la prodissoconque II (PII) (Figure 4) (Lutz & Jablonski 1978, Guillou 2013). La PII peut être définie comme étant la partie de la coquille produite lors de l'ontogenèse larvaire dont la taille correspond à celle de l'individu lors de sa métamorphose (Figure 5) (Lutz & Jablonski 1978). Ceci implique que les larves issues d'une masse d'eau plus chaude auraient (1) un plus petit PII, (2) une plus courte durée larvaire, et donc (3) une plus grande probabilité de rétention larvaire que celles provenant d'un milieu plus froid. Inversement, les larves provenant d'un milieu plus froid pourrait subir un plus grand délai de métamorphose dû à un métabolisme ralenti et un développement ontogénique plus lent. Les délais de métamorphose peuvent aussi se manifester lorsque les substrats prospectés par les pédivéligères ne sont pas adéquats (Bayne, 1965, Pechenik 1990, Widdows 1991, Grassle et al. 1992, Baker & Mann 1994, Chicharo & Chicharo 2000, Toupoint et al. 2012b) ou lorsque la nourriture est peu abondante ou de piètre qualité (Pechenik et al. 1996, Toupoint et al. 2012a) augmentant ainsi la durée de leur phase larvaire et possiblement la distance qu'elles parcourent.

Ces facteurs environnementaux sont aussi susceptibles de jouer un rôle important au niveau (1) du rythme de maturation sexuelle individuelle (Li & Hedgecock 1998, Dukeman et al. 2005, Hedgecock & Pudovkin 2011), (2) des mécanismes d'adaptation locale des larves émises dans le milieu par une sélection de certains gènes polymorphes codant pour

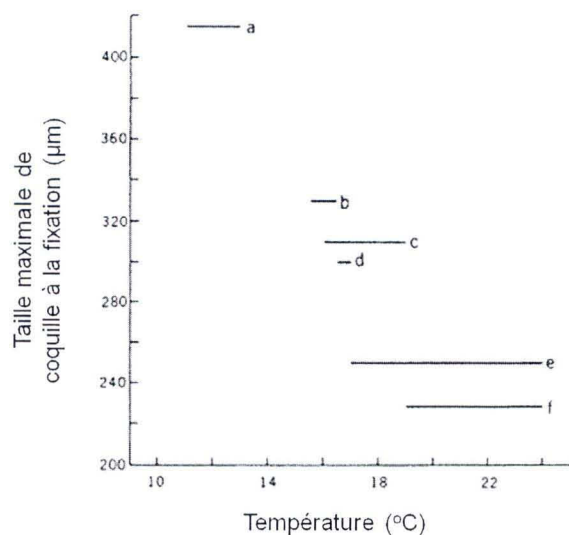


Figure 4 : Relation inverse entre la température de l'eau et la taille maximale de la coquille de *Mya arenaria* lors de la fixation.

Extrait et traduit de Lutz et Jablonski (1978 et références incluses).

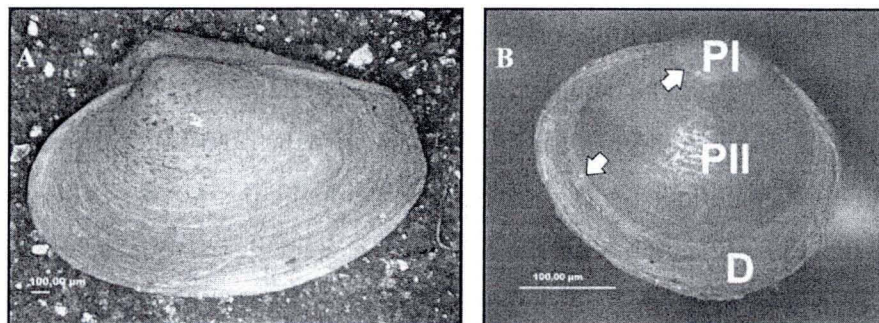


Figure 5 : Post-larves de *Mya arenaria*. A) Stade juvénile (Richibouctou, Nouveau-Brunswick, Canada – longueur totale = 2470 µm). B) Stade récemment métamorphosé (Bouctouche, Nouveau-Brunswick, Canada – longueur totale = 323 µm) et laissant apparaître les lignes de démarcation prodossoconque I (PI) (croissance vitelline), du prodossoconque II (PII) (croissance larvaire pélagique) et du dissoconque (D) (croissance post-larvaire benthique).

Extraite de Guillou (2013).

les protéines adéquates pour les conditions du milieu (Schmidt et al. 2000, Schmidt & Rand 2001, Drouin et al. 2002, Bricelj et al. 2005, Connell et al. 2007), et donc (3) de la structure des populations et des communautés (Bélanger et al. 2012, Wei et al. 2013b). La profondeur des bassins dans lesquels le recrutement se réalise peut aussi jouer un rôle indirect sur la température de l'eau, le brassage hydrodynamique du milieu, les conditions trophiques et la durée de la phase larvaire.

Finalement d'autres facteurs biotiques intra-spécifiques tels les effets dépendants de la densité des agrégats larvaires ainsi que ceux inter-spécifiques tels les prédateurs des larves apparaissant par succession d'espèces trophiques peuvent venir jouer un rôle sur le recrutement local et la mortalité (Connell 1985, Olafsson et al. 1994, David et al. 1997a, Pedersen et al. 2008).

C. METHODES D'EVALUATION DE LA CONNECTIVITE

Chez les bivalves, il est très difficile d'estimer la connectivité larvaire en milieu naturel, et ce, pour plusieurs raisons majoritairement reliées à la taille microscopique des larves: (1) impossibilité d'utiliser des méthodes de marquage et de recapture telles qu'utilisées chez les poissons adultes (e.g. Brooking et al. 2006, Whoriskey et al. 2006); (2) incapacité de suivre la dérive larvaire de façon visuelle ou même par imagerie satellite; (3) difficulté d'échantillonnage et d'isolation individuelle des larves; et (4) complications au niveau de l'identification visuelle de l'espèce étant donné que la morphologie des différents stades larvaires est souvent similaire d'une espèce à une autre (Loosanoff et al. 1966, Aucoin et al. 2004, Larsen et al. 2005, Le Goff-Vitry et al. 2007b).

Plusieurs méthodes variées ont été utilisées afin de tenter une estimation de la connectivité des populations chez les bivalves marins, la plupart étant basées sur des approches multidisciplinaires. Parmi celles-ci, on peut compter la modélisation physique de la courantologie jumelée avec un monitoring de la distribution temporelle de l'abondance larvaire (Lamare 1998, Roegner 2000, Werner et al. 2007, Shanks & Shearman 2009, Phillippart et al., 2012). Une autre méthode potentielle repose dans l'analyse de la

corrélation entre la concentration de métaux traces et des radioisotopes stables dans la colonne d'eau environnant les populations de géniteurs et celle présente dans la charnière de la coquille des post-larves nouvellement établies (DiBacco & Levin 2000, DiBacco & Chadwick 2001, Zacherl et al. 2003a, Becker et al. 2005, Becker et al. 2007, Thorrold et al. 2007, Rundel et al. 2013). L'analyse de ces constituants chimiques dans les otolithes représente la méthode parallèle en ichtyologie (Elsdon et al. 2008). Puisque la plupart des rivières et des estuaires possèdent leur propre signature chimique qui varie selon l'année (Miller et al. 2013a), les larves naissant à un endroit assimilent les métaux traces et radioisotopes stables présents dans la colonne d'eau de façon permanente dans leur coquille (Zacherl et al. 2003b, Becker et al. 2005, Strasser et al. 2008ab), constituant en quelque sorte un marqueur naturel du lieu de naissance de la larve. Quoique certaines études réussissent parfois à montrer une connectivité générale entre un assortiment de régions adjacentes (DiBacco & Chadwick 2001, Becker et al. 2007, Carson et al. 2008), très peu rapportent un lien direct entre les recrues qui s'établissent chez une population quelconque et les géniteurs qui en sont responsables (Berumen et al. 2010, Miller et al. 2013b). De plus, plusieurs difficultés techniques sont associées à cette méthode chimique comme la culture de larves *in situ* pour acquérir une carte géographique des références chimiques régionales (Becker et al. 2007, Miller et al. 2013a), le manque de précision des méthodes d'ablation au laser (ICP-MS) pour restreindre l'analyse à la partie de la coquille issue de la croissance larvaire (Figure 6) (Strasser et al. 2007) et une limite minimale de l'échelle spatiale et temporelle pouvant être étudiée. Tous ces facteurs agissent en sorte que ces approches méthodologiques peuvent parfois difficilement venir supporter, améliorer ou aider les biologistes à mieux comprendre les modèles de connectivité et de dispersion larvaire, nécessitant plutôt une intégration avec d'autres types de données biologiques (Rundel et al. 2013).

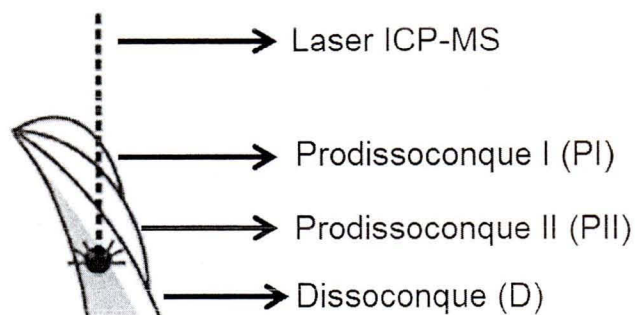


Figure 6 : Prises de mesure des concentrations de métaux traces dans la prodissococonque II (PII) d'une post-larve de *Mya arenaria* à l'aide d'un spectromètre de masse par l'ablation au laser (ICP-MS).

Extraite et modifiée de Strasser et al. (2007).

D. STRUCTURE GENETIQUE A GRANDE ECHELLE

La méthode qui offre vraisemblablement le plus de potentiel pour évaluer la connectivité des populations repose dans l'étude de leur structure génétique à l'aide de marqueurs moléculaires fortement polymorphes (Viard et al. 2006, Dupont et al. 2007, Hedgecock et al. 2007a, Weersing & Toonen 2009, Lowe & Allendorf 2010, Coscia et al. 2013). Cette méthode d'analyse est de plus en plus courante et permet d'évaluer la connectivité à des échelles spatiales et temporelles contrastées, c'est-à-dire autant à très grande échelle (plusieurs milliers de kilomètres/générations) qu'à très petite échelle (quelques kilomètres/cycle de ponte) (Cowen et al. 2006, Dupont et al. 2006, 2007, Santos 2006, Piggott et al. 2008).

Lorsqu'elle est effectuée à l'échelle géographique de la distribution naturelle d'une espèce (i.e. à grande échelle), l'étude de la structure génétique des populations d'invertébrés marins possédant une phase de dispersion larvaire peut donner des indices importants sur les fréquences et l'ampleur des échanges larvaires entre les populations au fil des générations (Weersing & Toonen 2009, Lowe & Allendorf 2010, Faurby & Barber 2012).

Par exemple, une dispersion larvaire réalisée sur de très longues distances est susceptible de promouvoir un taux élevé de flux génique entre différents agrégats d'individus résultant en un faible nombre de groupes distincts de populations génétiquement homogènes et connectées les unes aux autres (Cassone & Boulding 2006, Cassista & Hart 2007, Crandall et al. 2010, Domingues et al. 2010, So et al. 2011, Cheang et al. 2012). Par contre, des taux plus faibles ou une absence d'échange larvaire entre les populations ainsi qu'une dispersion larvaire réalisée sur de plus courtes distances peuvent avoir un effet de réduction sur le flux génique entre les agrégats d'individus et contribuer à la création d'un plus grand nombre de groupes distincts à l'intérieur desquels on retrouve plusieurs populations génétiquement homogènes (Ayre & Dufty 1994, Luttikhuisen et al. 2003, Casu et al. 2005, Kenchington et al. 2006, Dupont et al. 2007, Ni et al. 2011, Coscia et al. 2013).

De plus, l'observation d'un gradient latitudinal en richesse allélique peut normalement indiquer le sens directionnel dans lequel l'expansion géographique et la colonisation post-glaciaire d'une espèce se sont déroulées, permettant ainsi d'obtenir une approximation du temps qui fût requis pour homogénéiser les fréquences alléliques des populations (Maggs et al. 2008, Tsang et al. 2008, Kenchington et al. 2009, Panova et al. 2011, So et al. 2011). L'étude de la génétique des populations à grande échelle géographique peut donc être considérée comme un outil écologique important servant à mesurer la connexion historique entre les populations marines.

On dit que deux populations ou deux métapopulations sont génétiquement différentes si leurs fréquences alléliques associées à un marqueur ou à une série de marqueurs génétiques donnés diffèrent (Weir & Cockerham 1984). La diversité génétique des espèces distribuées naturellement sur de grandes zones géographiques devrait être raisonnablement corrélée avec les discontinuités géographiques, physiques et environnementales de l'aire étudiée (Ayre & Dufty 1994, Sotka et al. 2004, Kenchington et al. 2006, Schmidt et al. 2008, Galarza et al. 2009, Yasuda et al. 2009, Domingues et al. 2010, Coscia et al. 2013). L'existence de groupes génétiques ou de métapopulations distincts à l'intérieur de la répartition géographique d'une espèce peut donc être attribuable à plusieurs facteurs: (1) la

présence de barrières importantes au flux génique due au paysage marin (Manel et al. 2003, Manni et al. 2004, Selkoe et al. 2008, Baguette et al. 2013) tels que les péninsules, les courants de surface et de marée ou les gyres océaniques (Skold et al. 2003, Kenchington et al. 2006, Banks et al. 2007, Zhan et al. 2009, Watson et al. 2011, Coscia et al. 2013); (2) l'isolation par la distance (Wright 1943, Santos et al. 2012), (3) l'adaptation locale selon des variables environnementales (Schmidt et al. 2000, Schmidt & Rand 2001, Drouin et al. 2002, Bricelj et al. 2005, Connell et al. 2007, Schmidt et al. 2008, Bélanger et al. 2012, Baguette et al. 2013); (4) la courte durée du développement larvaire pélagique, et donc, la courte distance de dispersion (Piggott et al. 2008, Shanks 2009, Guillou 2013) et (5) une accumulation de plusieurs épisodes indépendants de rétention larvaire (Lamare 1998, Piggott et al. 2008).

Les résultats découlant de ces études à grande échelle géographique et temporelle peuvent être très utiles pour les gestionnaires de la ressource, leur permettant de mieux délimiter les réserves écologiques marines pour la protection de l'intégrité écologique et génétique d'une espèce ou pour la régénération des stocks chez des espèces faisant l'objet de pêche récréative et/ou commerciale (Palumbi 2004, Fogarty & Botsford 2007, Bell 2008, Miller & Ayre 2008, Waples et al. 2008, Christie et al. 2010b, Berglund et al. 2012, Corell et al. 2012). Ces études permettent également de mieux gérer les programmes d'ensemencement en utilisant des géniteurs localement adaptés aux conditions environnementales que subissent les juvéniles ensemencés (Boudry et al. 2002, Gaffney 2006, Camara & Vadopalas 2009, Lallias et al. 2010).

En l'absence de ces études, les gestionnaires doivent se baser sur d'autres types plus indirects d'information pour délimiter les réserves écologiques comme, par exemple, les concepts de biorégionalisation (Engle & Summers 1999, Olsen & Dinerstein 2002, Spalding et al. 2007, Treml & Halpin 2012). Un de ces concepts implique la notion des écorégions marines, définies comme des régions possédant une composition taxonomique relativement homogène et différente des régions adjacentes résultant d'une prédominance d'un petit nombre d'écosystèmes ou de caractéristiques océanographiques distinctes

(Figure 7) (Spalding et al. 2007). À notre connaissance, très peu d'études ont tenté de montrer une corrélation directe entre la structure des populations et les limites géographiques associées aux écorégions marines (Bélanger et al. 2012, Horne et al. 2013). Les résultats de la structure génétique des populations chez certains travaux semblent d'ailleurs suggérer l'absence d'une telle corrélation (Panova et al. 2011, Wei et al. 2013b). Ceci démontre une fois de plus l'utilité et le besoin primordial de déterminer la structure génétique des populations à grande échelle.

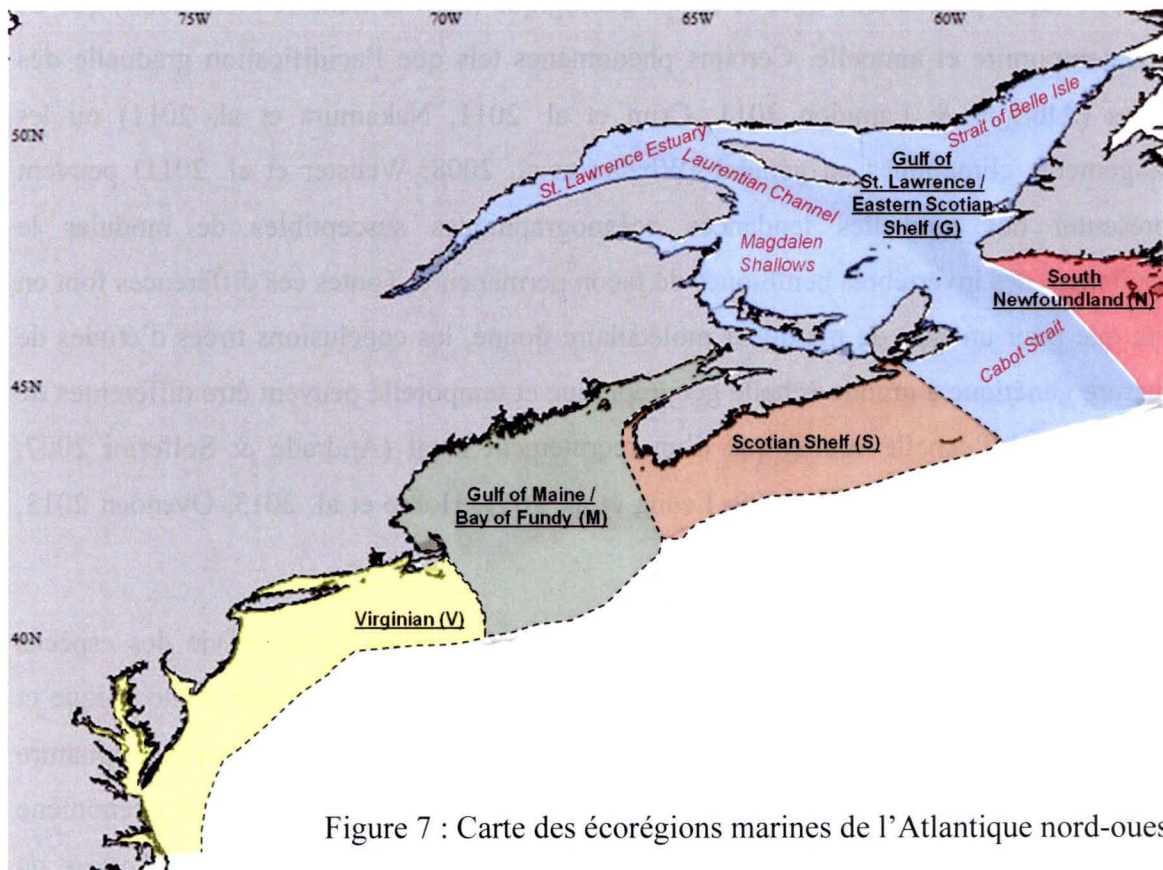


Figure 7 : Carte des écorégions marines de l'Atlantique nord-ouest.

E. REDUCTION DE L'ECHELLE SPATIALE

Bien que les études de structure génétique des populations réalisées à grandes échelles géographiques soient utiles pour dresser un portrait global de la connectivité des

populations d'une espèce, elles peuvent aussi être considérées limitantes pour étudier les processus écologiques entourant le recrutement et la connectivité larvaire à de plus faibles échelles temporelles (i.e. un seul cycle de reproduction) (Andrade & Solferini 2007, Arnaud-Haond et al. 2008, Leung et al. 2011, Wei et al. 2013a). Ceci découle du fait que la signature génétique propre à une population représente le résultat accumulé de plusieurs milliers de cycles de reproduction durant lesquels les fréquences alléliques se sont homogénéisées (Maggs et al. 2008, Tsang et al. 2008, Jolly et al. 2009). Toutefois, les conditions océanographiques d'un milieu donné sont grandement susceptibles de changer, autant de façon permanente avec le temps géologique (Paul & Schäfer-Neth 2003) que de façon temporaire et annuelle. Certains phénomènes tels que l'acidification graduelle des océans (Albright & Langdon 2011, Crim et al. 2011, Nakamura et al. 2011) ou les changements climatiques en général (Whalan et al. 2008, Webster et al. 2011) peuvent représenter des nouvelles tendances océanographiques susceptibles de moduler le recrutement des invertébrés benthiques de façon permanente. Toutes ces différences font en sorte que pour un type de marqueur moléculaire donné, les conclusions tirées d'études de structure génétique à grande échelle géographique et temporelle peuvent être différentes de celles tirées à l'échelle écologique d'un recrutement local (Andrade & Solferini 2007, Tsang et al. 2008, Jolly et al. 2009, Leung et al. 2011, Horne et al. 2013, Ovenden 2013, Wei et al. 2013a).

D'autres facteurs liés à l'écologie du recrutement et au cycle de vie des espèces peuvent également varier d'une saison à l'autre. Les recrues issues d'une ponte unique et isolée dans l'espace et le temps sont donc susceptibles d'être caractérisées par une signature génétique distincte de leur population d'origine. Un cas particulier de ce phénomène constitue le principe de base d'une théorie écologique bien documentée: la « *Loterie du Succès Reproducteur* » (SRS). Celle-ci fut proposée en 1982 (Hedgcock 1982) et représente le thème central de plusieurs publications qui deviennent de plus en plus fréquentes depuis les 30 dernières années (Figure 8) (Hedgcock & Pudovkin 2011 et références incluses).

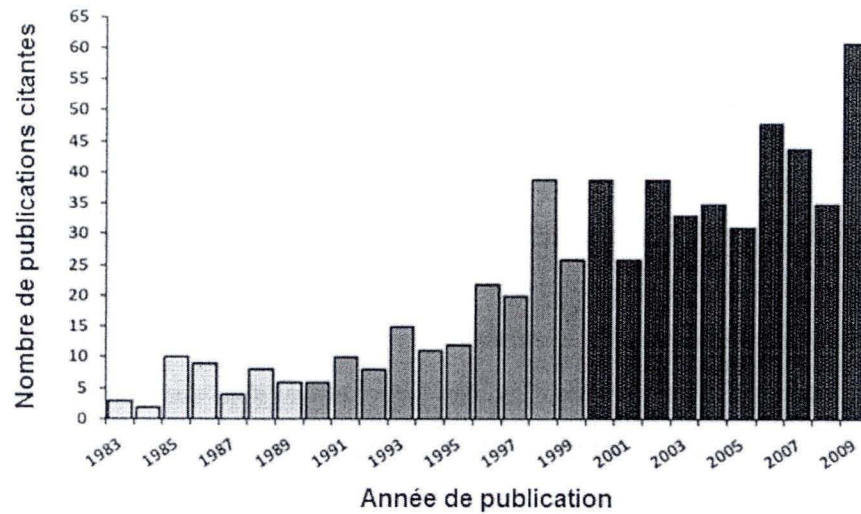


Figure 8 : Nombre de publications ayant cité les travaux clés portant sur la théorie de la « Loterie du Succès Reproducteur » (SRS) publiés entre 1982 et 1994.

Extraite et traduite de Hedgecock & Pudovkin (2011) et références incluses.

La plupart des organismes marins possèdent une espérance de vie relativement longue et produisent un grand nombre de larves à chaque cycle de reproduction dont très peu survivent jusqu'au recrutement (Pechenik & Levine 2007, Pedersen et al. 2008). La théorie de la SRS émet l'hypothèse que de tels organismes montrent de très grandes variations au niveau de leur succès reproducteur individuel résultant en des patrons chaotiques de microrépartition génétique chez les recrues produites (Hedgecock 1994). La théorie propose que ces recrues soient issues d'une petite fraction de géniteurs qui auraient activement ou aléatoirement synchronisé leur reproduction avec les conditions océanographiques optimales permettant la maturation des gonades et des gamètes, leur relargage dans la colonne d'eau, la survie des larves pélagiques et le succès de développement jusqu'à la métamorphose et la sédentarisation (Li & Hedgecock 1998, Hedgecock et al. 2007b, Hedgecock & Pudovkin 2011).

Il existe plusieurs conséquences ou prédictions génétiques reliées à la SRS, notamment (1) le ratio de la taille effective de la population participant au recrutement (N_e) sur le nombre réel d'individus dans la population (N) devrait être extrêmement faible ($N_e : N \ll 0.01$), (2) le succès reproducteur individuel devrait être variable durant toute la période de reproduction, (3) une dérive génétique aléatoire devrait se produire simultanément au cycle de recrutement résultant en d'importantes différences de fréquences alléliques entre les cohortes de recrues, (4) la diversité génétique des recrues, par exemple la richesse allélique, devrait être nettement inférieure à celle de la population originale d'adultes, et, de façon plus extrême, (5) les individus au sein des cohortes devraient être nettement plus apparentés les uns aux autres que chez les adultes ou un groupe d'individus choisis au hasard dans la population. Toutes ces prédictions ou une partie d'entre elles sont fortement susceptibles de se manifester chez la grande majorité des organismes marins présentant une fécondité élevée (Hedgecock & Pudovkin 2011).

La stratégie de reproduction adoptée peut être considérée comme étant l'un des principaux facteurs causant la SRS. Les stratégies reproductives telles que la fertilisation interne, le développement benthique direct ou les soins parentaux sont susceptibles de causer des patrons génétiques qui se conjuguent avec la SRS en raison d'un potentiel plus élevé de parentalité à l'intérieur des cohortes larvaires. C'est entre autres le cas d'un bon nombre de crustacés, reconnus pour leurs faibles nombres de partenaires sexuels (Gosselin et al. 2005, Sainte-Marie et al. 2008, Morse 2010, Reaney et al. 2012) et pour leur production individuelle d'un grand nombre d'individus apparentés (de même (FS) et de demi- (HS) fratrie). Dans ces cas, la SRS pourrait être favorisée grâce aux effets non-aléatoires de la reproduction liés au choix du partenaire sexuel et au fait que les agrégats de FS et HS rencontrent les mêmes conditions environnementales durant l'ontogenèse. À l'autre extrémité du spectre, les espèces subissant une fécondation externe, une dispersion larvaire pélagique et un taux plus élevé de polygamie (ex. bivalves marins) sont plus enclines à produire des groupes de recrues non-apparentées en raison des effets aléatoires et stochastiques de la reproduction tels que la dilution des gamètes dans la mer, le mélange des larves durant leur dispersion et le grand nombre de paires possibles de partenaires

sexuels (Levitan 1995, Levitan & Petersen 1995, Levitan & Young 1995, Bishop 1998, Lasker et al. 2008). Mais malgré le potentiel élevé de ces espèces à présenter une grande diversité génétique à courte échelle temporelle, il est tout de même possible d'observer les effets de la SRS lorsque le nombre de géniteurs responsables de la production des recrues demeure relativement faible (prédictions 1 et 2). Ceci résulterait en une diversité allélique des recrues plus faible que celle des adultes en raison de la dérive génétique aléatoire (prédiction 3). Ces observations peuvent être expliquées par le fait que seulement de 3 à 15% de toutes les larves d'invertébrés marins produites survivent aux stades post-larvaires en raison des taux élevés de mortalité au cours de l'ontogenèse (Figure 9) (Pechenik & Levine 2007, Pedersen et al. 2008). La SRS devient particulièrement plausible si les larves demeurent dans le plancton pendant de longues périodes, s'il y a présence d'hétérogénéité spatiale au niveau des conditions océanographiques favorables au recrutement ou si les processus stochastiques aléatoires rendent le taux de réussite des « *Pontes Massives Synchrones* » (MSS) ou des « *Pontes Partielles Synchrones* » (PSS) variable dans l'espace et le temps. La stratégie MSS d'une population est caractérisée par un groupe de reproducteurs qui vidangent l'entièreté de leur contenu gonadique de façon synchrone afin de maximiser les probabilités de fertilisation. La stratégie PSS est quant à elle caractérisée par un groupe de reproducteurs qui vidangent qu'une fraction de leur contenu gonadique à la fois mais plusieurs fois au courant d'une longue période de temps.

Plusieurs études indépendantes de populations d'invertébrés benthiques marins de divers taxons présentent une structure génétique à petite échelle spatiale ou temporelle à l'intérieur d'un même site d'étude qui peut être expliquée par la théorie de la SRS. Parmi ces taxons, on peut retrouver plusieurs espèces de crustacés (Kordos & Burton 1993, Johnson & Wernham 1999, Ball & Chapman 2003, Barcia et al. 2005, Veliz et al. 2006, Borrell et al. 2007, Ovenden et al. 2007, Marino et al. 2010, Iacchei et al. 2013), de bivalves (Milkman & Koehn 1977, Gosling & Wilkins 1985, David et al. 1997ab, Li & Hedgecock 1998, Saavedra & Pena 2005, Hedgecock et al. 2007b, Varela et al. 2009, 2012, Ni et al. 2011), de gastéropodes (Johnson & Black 1982, 1984, Campton et al. 1992, Lee & Boulding 2007, 2009, Ng et al. 2010), d'échinodermes (Benzie & Stoddart 1992, Edmands

et al. 1996, Benzie 1999, 2000, Moberg & Burton 2000, Calderon & Turon 2010, Calderon et al. 2012) et de polychètes (Virgilio & Abbiati 2006).

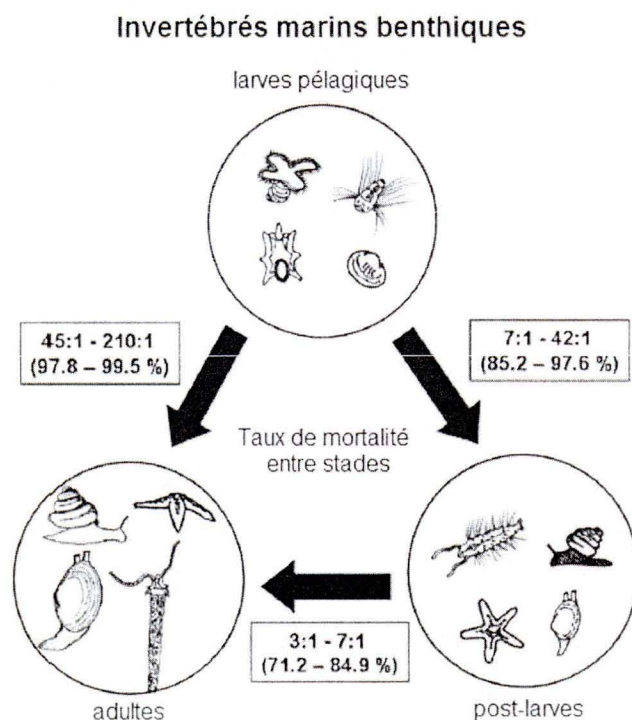


Figure 9 : Taux de mortalité estimé entre les stades de vie des invertébrés marins benthiques.

Extrait et traduit de Pedersen et al. (2008).

D'autres études impliquant des invertébrés benthiques ne montrent toutefois aucun indice de variation génétique entre les cohortes annuelles de recrues, suggérant alors une absence de la SRS et un manque d'universalité de la théorie (Flowers et al. 2002, Cassista & Hart 2007, Calderon et al. 2009, Taris et al. 2009, Domingues et al. 2011). Par contre, la plupart de ces études ont seulement testé des hypothèses concernant la différenciation génétique entre les cohortes (prédictions 3 et 4). Il est aussi possible de vérifier si le SRS s'applique en estimant le niveau de parenté des individus appartenant à une même cohorte

ou entre les cohortes (prédiction 5) (Hedgecock 2010, Domingues et al. 2011, Horne et al. 2013, Iacchei et al. 2013). Ces niveaux de parenté peuvent être testés à l'aide d'analyses moléculaires de la filiation (Jones et al. 2005, Dupont et al. 2006, Saenz-Agudelo et al. 2009, Christie et al. 2010a, Jones et al. 2010, Horne et al. 2013) ou du coefficient de parenté (R_{XY}) (Wang 2002, 2007) calculé entre deux individus X et Y, représentant la proportion d'allèles homologues identiques par descendance communément partagée en raison de leur niveau de parenté (Falconer & Mackay 1996). Veliz et al. (2006) a d'ailleurs démontré la présence d'agrégation familiale à l'intérieur des cohortes larvaires chez la balane *Semibalanus balanoides*. Pour leur part, Iacchei et al. (2013) ont montré le même phénomène chez les recrues établies de la langouste californienne *Panulirus interruptus*. Ces résultats suggèrent que les larves peuvent effectivement voyager en agrégat durant la dispersion larvaire, peut-être grâce à la reconnaissance chimique ou la présence de blocs océaniques de dispersion (« dispersal kernels ») (Siegel et al. 2003, Ayata et al. 2008). Ceux-ci représentent des masses distinctes d'eau de même densité à l'intérieur desquelles des groupes de larves pélagiques pourraient demeurer emprisonnées et voyager ensemble. En utilisant des analyses moléculaires de filiation, d'autres études ont montré la rétention chez des espèces de poissons de récif (Jones et al. 2005, Selkoe et al. 2006, Christie et al. 2010a, Horne et al. 2013). Ces résultats montrent donc que les différences dans le succès reproducteur peuvent avoir des conséquences génétiques variées.

Il serait donc pertinent de non seulement tester à quel point les cohortes de recrues sont différenciées, mais également à quel point elles peuvent être apparentées les unes aux autres, surtout au niveau des populations avec des fréquences alléliques relativement stables et homogènes (Andrade & Solferini 2007, Hedgecock 2010, Iacchei et al. 2013). Cependant, l'évolution de la diversité génétique et l'existence de microrépartition génétique chez les cohortes larvaires d'invertébrés marins à différents niveaux ontogéniques n'ont pas encore été pleinement explorées. Par exemple, il serait possible que le phénomène de « *Ponte Partielle Synchrone* » (PSS) puisse conduire à l'annulation des effets du SRS en produisant des cohortes post-larvaires génétiquement homogénéisées avec la population originale d'adultes. La plupart des travaux effectués sur ce sujet se résume à des études au

cours desquelles seulement quelques stades ontogéniques furent étudiés (Li & Hedgecock 1998, Hedgecock et al. 2007b) ou des études impliquant des espèces à fertilisation interne dont le développement larvaire se déroule sur de très longues périodes (e.g. crustacés, échinodermes) (Kordos & Burton 1993, Domingues et al. 2011).

E. HYPOTHESE GENERALE

Les études de la structure génétique des populations à une échelle spatiale et temporelle plus fine ainsi que les études de l'évolution de ces signatures génétiques au cours de l'ontogénie pourraient nous informer davantage que les études à plus grande échelle géographique, surtout au niveau des processus fondamentaux liés au recrutement et à la compréhension de la connectivité et de la dispersion larvaire (Hedgecock 2010, Hedgecock & Pudovkin 2011). Toutefois, les études comparant ces contrastes d'échelles spatiales et temporelles et les conclusions que l'ont peut en tirer sont peu nombreuses et représenteront le thème central de cette thèse. C'est pourquoi l'hypothèse générale qui sera discutée tout au long de la thèse peut être résumée en une seule phrase :

«La réduction des échelles spatiales et temporelles permet la détection de patrons génétiques spécifiques aux mécanismes écologiques de la connectivité larvaire des populations d'invertébrés à cycle benthopélagique et indépendants de la connectivité des populations à plus grande échelle.»

La mye commune (*Mya arenaria*), un bivalve marin endobenthique, sera l'espèce modèle utilisée pour tester l'influence des échelles spatiales et temporelles sur les niveaux de détection de la connectivité des populations.

G. MYE COMMUNE (MYA ARENARIA)

La mye commune (*Mya arenaria*) est un bivalve endobenthique marin commercialement important pour plusieurs communautés côtières et qui réside dans les substrats meubles de la zone intertidale, c'est-à-dire dans des battures sableuses et vaseuses

des estuaires, des lagunes salines et des baies peu profondes (Robert & Smith 1980, Roseberry et al. 1991, LeBlanc & Miron 2006, St-Onge & Miron 2007, St-Onge et al. 2007, Landry & Miron 2011). Les populations demeurent isolées en agrégats les unes des autres et leur distribution n'est donc pas continue (Hicks & Ouellette 2011). Cette espèce représente un modèle idéal pour étudier la connectivité de populations d'invertébrés marins à cycle benthopélagique. Elle possède un mode de fertilisation externe et un stade larvaire pélagique d'une durée de 10 à 35 jours selon les conditions du milieu (Figure 1) (Brousseau 1978ab, 1987, Shanks 2009). Cette espèce euryhaline et eurythermale peut facilement coloniser une grande variété de conditions océanographiques (Brousseau 1978a) et est sujette à plusieurs types d'adaptation locale (Bricelj et al. 2005, Connell et al. 2007). De plus, elle réalise plusieurs pontes partielles au cours d'un même cycle de reproduction (Coe & Turner 1938, Ropes & Stickney 1965, Roseberry et al. 1991, Cardoso et al. 2009). Sa répartition comprend surtout l'hémisphère nord du globe (MacNeil 1965, Ropes & Stickney 1965, Brousseau 1978a, b, 1987) incluant les deux côtes américaines (Powers et al. 2006, Strasser & Barber 2009), l'Europe, où elle est considérée comme invasive (Strasser 1999, Strasser & Barber 2009, Conde et al. 2011, Krapal et al. 2012), l'Asie du sud-est (Ponurovskii & Kolotukhina 2000) et le Canada Atlantique (Gagne et al. 2006, LeBlanc & Miron 2006, St-Onge & Miron 2007).

Mais la région qui s'avère être la plus importante pour *M. arenaria* est sans aucun doute la province biogéographique marine représentant les zones « *Tempérées Froides de l'Atlantique Nord-Ouest* » (CTNA) (voir Chapitre 2) (Spalding et al. 2007). Les populations de *M. arenaria* résidentes du CTNA constitueraient la plus vieille souche phylogéographique de l'espèce (MacNeil 1965, Strasser 1999, Powers et al. 2006). Cette province comprend cinq différentes écorégions marines (Figure 7) qui s'étendent de la baie de Chesapeake (Maryland, États-Unis) jusqu'au nord du golfe du Saint-Laurent (Canada Atlantique) (Spalding et al. 2007).

Seulement quatre études de différenciation génétique à grande échelle géographique ont été conduites sur cette espèce, i.e. une impliquant des échantillons européens (Lasota et

al. 2004) et les trois autres impliquant des échantillons provenant de l'intérieur du CTNA (Morgan et al. 1978, Caporale et al. 1997, Strasser and Barber 2009). Par contre, aucune différenciation génétique n'a pu être détectée au niveau du CTNA malgré sa grande variété de paysages marins et de gradients océanographiques (Schmidt et al. 2008). Ces résultats suggèrent un flux génique important, une dispersion larvaire sur une grande distance et une bonne capacité de colonisation. Ces résultats peuvent toutefois être expliqués par le faible niveau de polymorphisme détecté par les marqueurs génétiques utilisés, notamment des isoenzymes (Morgan et al. 1978), le locus ribosomal *ITS-1* (Caporale et al. 1997) et le cytochrome oxydase (*COD*) mitochondrial (Strasser & Barber 2009). Une analyse plus approfondie impliquant plusieurs marqueurs fortement polymorphes pourrait sans doute aboutir à des conclusions différentes en montrant une résolution plus fine au niveau de la structure génétique des populations et ainsi augmenter les chances de détecter la différenciation génétique réelle entre les populations échantillonnées à grande échelle. Cependant, aucun de ces marqueurs n'était encore disponible à ce jour.

H. LE GOLFE DU SAINT-LAURENT (GSL)

Le golfe du Saint-Laurent (GSL) représente un endroit idéal pour étudier l'impact des paramètres océanographiques sur la connectivité larvaire et des populations. Il possède une superficie d'environ 236 000 km² et est composé en partie de l'estuaire du Saint-Laurent qui se connecte au restant du GSL par l'entremise du courant de Gaspé et du chenal Laurentien (Gan et al. 2004). L'eau qui sort de l'estuaire pour continuer vers la côte ouest de Terre-Neuve et le détroit de Cabot est plus froide, environ 8 à 12 °C en juillet (Vézina et al. 1995) que celle entourant les Îles-de-la-Madeleine, la baie des Chaleurs et le détroit de Northumberland, environ 14-18 °C en juillet (Toupoint et al. 2012a). Le GSL est bordé par plusieurs populations intertidales de *M. arenaria*, autant au niveau des deux côtes de l'estuaire (ex. fjord du Saguenay) (Gagne et al. 2006) que des portions plus australes et occidentales du GSL comme le détroit de Northumberland et la baie de Fundy (LeBlanc & Miron 2006, St-Onge et al. 2007). Plusieurs de ces populations se situent à l'intérieur de baies de profondeurs variables, créant une variabilité de températures de surface

intéressante pour l'étude de la connectivité et d'adaptation locale. La courantologie du GSL est aussi relativement bien connue (Figure 10). Le courant de Gaspé qui transporte les eaux froides vers la baie des Chaleurs et la présence de gyres à la sortie de l'estuaire de la Miramichi peuvent représenter des fronts de densité importants ayant un impact important au niveau de la dérive larvaire et du transfert de recrues d'une population à une autre (Drouin et al. 2002, Gan et al. 2004).

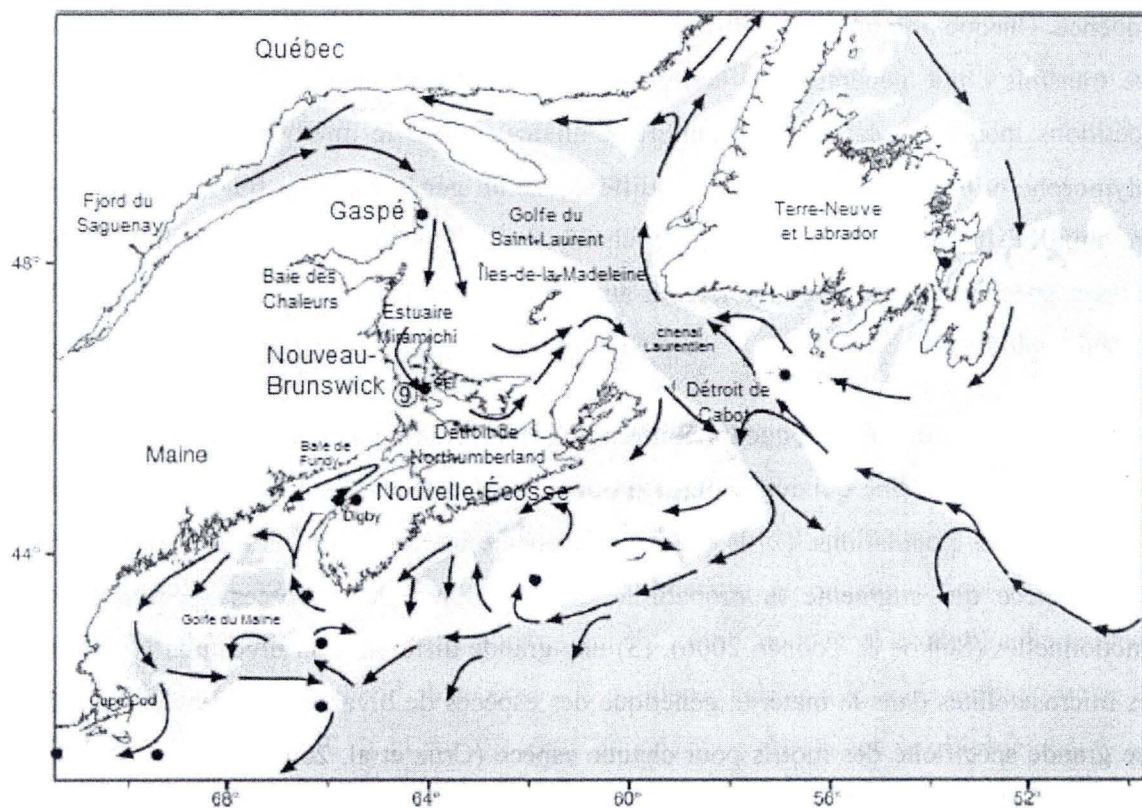


Figure 10 : Carte géographique de la province biogéographique des zones « *Tempérées Froides de l'Atlantique Nord-Ouest* » (CTNA) et de sa courantologie.
Extraite, modifiée et traduite de Kenchington et al. (2006).

I. MARQUEURS GENETIQUES

Plusieurs types de marqueurs génétiques polymorphes sont capables de détecter des différences de fréquence et de diversité allélique. Parmi ceux-ci, on retrouve les microsatellites, définis comme étant des fragments neutres du génome à l'intérieur desquels on retrouve une courte séquence de deux à quatre nucléotides (e.g. AC, GAC, GACA) répétés en tandem (Selkoe & Toonen 2006, Hauser & Seeb 2008). Le polymorphisme de ce type de marqueur génétique est représenté par le nombre de répétitions distinctes de la séquence. Chaque nombre de répétitions séquentielles représente un allèle distinct qui peut être transmis d'une génération à l'autre selon les lois mendéliennes. Plus le nombre de répétitions possibles est élevé (nombre d'allèles), plus le marqueur est considéré polymorphe et utile pour détecter de la différenciation génétique. Ces fragments peuvent être amplifiés par méthode de réaction en chaîne par polymérase (PCR) en appliquant des amorces spécifiquement développées pour amplifier les marqueurs visés à partir de l'ADN nucléaire génomique.

L'utilisation de ces marqueurs confère plusieurs avantages, notamment (1) un taux élevé de polymorphisme qui augmente la probabilité de détecter les différences génétiques réelles entre les populations, (2) la présence fréquente de ces marqueurs dans le génome d'une espèce qui augmente la probabilité de développer des amorces spécifiques et fonctionnelles (Selkoe & Toonen 2006), (3) une grande différence au niveau de la densité des microsatellites dans le matériel génétique des espèces de bivalves apparentées et donc une grande spécificité des motifs pour chaque espèce (Cruz et al. 2005), (4) la possibilité d'amplifier simultanément un grand nombre de marqueurs en multiplexe afin d'économiser sur le temps et les coûts de recherche (Selkoe & Toonen 2006), (5) la facilité de leur utilisation avec une faible quantité d'ADN génomique nucléaire extrait des tissus, et (6) la possibilité d'utiliser les marqueurs comme outils d'identification génétiques (Jamison & Lasker 2008, Zhan et al. 2008b) lorsque les larves se ressemblent beaucoup d'une espèce à une autre.

J. STRUCTURE DE LA THESE

Cette thèse sera composée de trois chapitres distincts qui feront le lien entre la structure génétique des populations de la mye commune *Mya arenaria* décrite à l'échelle d'une partie de sa distribution naturelle et celle effectuée à l'échelle d'une seule population sur un seul cycle de reproduction.

Puisqu'aucun marqueur microsatellite n'était encore connu chez la mye commune (*Mya arenaria*), il a d'abord été nécessaire d'en développer en laboratoire. Le Chapitre 1 de cette thèse s'est donc attardé à développer une série de huit amorces spécifiques à l'espèce en utilisant une bibliothèque génomique enrichie de microsatellites et le clonage avec la bactérie *Escherichia coli* et le plasmide *MI3*. Ce premier chapitre, intitulé « *Isolation and characterization of eight novel microsatellite markers for the softshell clam (Mya arenaria)* » fut publié en 2011 dans la revue arbitrée *Molecular Ecology Resources* sous forme de résumé de notes techniques :

Barker, F. K., J. J. Bell, S. M. Bogdanowicz, S. L. Bonatto, F. Cezilly, S. M. Collins, C.

Dubreuil, M. J. Dufort, C. Eraud, R. Fuseya, E. A. Heap, N. Jacobsen, M. Madders, R. McEwing, A. P. Michel, F. Mougeot, R. S. Ogden, L. C. Orantes, A. S. Othman, E. Parent, P. Pulido-Santacruz, R. Rioux-Pare, M. F. Roberts, R. Rosazlina, T. Sakamoto, P. S. de-Leon, J. M. Sevigny, P. St-Onge, J. Terraube, R. E. Tingay, R. Tremblay, S. Watanabe, R. A. Wattier, and C. Mol Ecology Resources Primer Dev. (2011) Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources Database 1 June 2011-31 July 2011. *Molecular Ecology Resources* 11:1124-1126

En utilisant sept des huit marqueurs microsatellites développés au Chapitre 1, l'hypothèse de structure génétique des populations de la mye commune (*Mya arenaria*) à l'échelle de la province biogéographique du CTNA avec une emphase dans le GSL fut testée dans le cadre du Chapitre 2. Les buts de cette étude étaient de déterminer (1) si les zones délimitées par les écorégions marines sont génétiquement pertinentes chez *M.*

arenaria, (2) s'il y a présence d'un gradient latitudinal en richesse allélique permettant de donner des indices quant au sens directionnel de l'expansion et la colonisation historique de l'espèce, et (3) quels facteurs parmi l'isolation par la distance, les barrières au flux génique, le paysage marin, les conditions océanographiques et l'adaptation locale modulent l'état de la structure génétique de *M. arenaria* à l'échelle du CTNA. Ce Chapitre 2, intitulé « *Strong population differentiation of softshell clams (Mya arenaria) sampled across seven biogeographic marine ecoregions: possible selection and isolation by distance* » fut publié en 2013 à la revue arbitrée *Marine Biology* sous forme d'article scientifique :

St-Onge, P., J. M. Seigny, C. Strasser, and R. Tremblay. (2013) Strong population differentiation of softshell clams (*Mya arenaria*) sampled across seven biogeographic marine ecoregions: possible selection and isolation by distance. *Marine Biology* 160:1065-1081

Finalement, et toujours en utilisant sept des huit marqueurs microsatellites développés au Chapitre 1, le Chapitre 3 de cette thèse a testé l'hypothèse de microrépartition génétique et de variance du succès reproducteur au niveau des cohortes larvaires et post-larvaires de *M. arenaria* produites à l'échelle d'un seul site d'étude et d'une seule saison de ponte. Les buts de cette étude étaient d'évaluer (1) le niveau de différenciation génétique entre les différentes cohortes de larves et post-larves issues d'un même cycle de reproduction et leur population d'origine, (2) l'évolution de la diversité génétique d'une cohorte larvaire au cours de son ontogenèse et jusqu'à l'âge adulte, (3) le niveau d'agrégation familiale à l'intérieur et entre chacun des échantillons larvaires et post-larvaires, (4) la fratrie à l'intérieur de tous les échantillons larvaires et post-larvaires, et (5) la variance temporelle du nombre de géniteurs (N_b) responsables pour la production larvaire. Ce Chapitre 3, intitulé « *Maintenance of kin-aggregation through larval ontogeny reveals temporal variance in reproductive success in a partially spawning marine bivalve* » sera soumis en octobre 2013 sous forme d'article scientifique à la revue arbitrée *Ecology*.

CHAPITRE 1

ISOLATION ET CARACTÉRISATION DE HUIT NOUVEAUX MARQUEURS MICROSATELLITES CHEZ LA MYE COMMUNE (*MYA ARENARIA*)

Ce premier article, intitulé « *Isolation and characterization of eight novel microsatellite markers for the softshell clam (*Mya arenaria*)* », fut corédigé par moi-même, les techniciens moléculaires Éric Parent et Rachel Rioux-Paré (MPO-IML), ainsi que par les professeurs Jean-Marie Sévigny (MPO-IML/ISMER-UQAR) et Réjean Tremblay (ISMER-UQAR). Il fut accepté pour publication dans sa version finale en 2011 par les éditeurs de la revue *Molecular Ecology Resources*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche sur l'état de l'art, le développement de la méthode, l'exécution des tests de performance et la rédaction de l'article. Le technicien moléculaire Éric Parent, second auteur, a également travaillé sur le développement de la méthode, l'exécution de sa performance et la révision de l'article. Les professeurs Jean-Marie Sévigny et Réjean Tremblay, respectivement troisième et quatrième auteurs, ont fourni l'idée originale et ont également aidé à la révision de l'article. Finalement, la technicienne moléculaire Rachel Rioux-Paré, cinquième auteure, a contribué à l'exécution des tests de performance. Une version abrégée de cet article a été présentée sous forme d'affiche scientifique à la conférence *Réunion Annuelle du réseau Ressources Aquatiques du Québec (RAQ)* à Lévis, Qc. (Canada) en septembre 2010.

1.1 RÉSUMÉ

Huit marqueurs microsatellites furent développés chez la mye commune (*Mya arenaria*). Tous les loci furent analysés chez 25 individus échantillonnés en 2009 et provenant de Richibouctou, Nouveau-Brunswick (golfe du Saint-Laurent, Canada). Aucun déséquilibre de liaison n'a été trouvé entre les huit marqueurs. Pour chaque locus, le nombre d'allèles détectés variait entre 3 (*Mar6*) et 20 (*Mar2* et *Mar4*) alors que l'hétérozygotie observée variait entre 0,560 (*Mar6*) et 0,880 (*Mar3*, *Mar7* et *Mar8*). Tous les huit loci étaient conformes avec l'équilibre de Hardy-Weinberg suggérant une absence d'allèles nuls chez les individus testés. Le niveau de polymorphisme observé chez ces marqueurs suggère qu'ils seront adéquats pour l'analyse spatiale et temporelle de la génétique des populations de *M. arenaria*.

1.2 ISOLATION AND CHARACTERIZATION OF EIGHT NOVEL

MICROSATELLITE MARKERS FOR THE SOFTSHELL CLAM (MYA ARENARIA)

Philippe St-Onge^{1*}, Éric Parent², Jean-Marie Sévigny², Réjean Tremblay¹ and Rachel Rioux-Paré²

¹Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, 310 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada G5L 3A1

²Pêches et Océans Canada, Institut Maurice-Lamontagne, 850 Route de la Mer, Mont-Joli, QC, Canada, G5H 3Z4

ABSTRACT

Eight microsatellite markers were developed for the softshell clam (*Mya arenaria*). All loci were analysed in 25 individuals collected in 2009 from Richibucto, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada). No significant linkage was found between any of the eight loci. For each locus, number of detected alleles ranged from 3 (*Mar6*) to 20 (*Mar2* and *Mar4*) while observed heterozygosity varied between 0.560 (*Mar6*) and 0.880 (*Mar3*, *Mar7* and *Mar8*). All eight loci conformed to the Hardy-Weinberg equilibrium suggesting the absence of null alleles in the tested individuals. The degree of polymorphism exhibited by these microsatellites suggests they will be suitable for spatial and temporal genetic analysis of *M. arenaria* populations.

KEYWORDS:

Mya arenaria, softshell clam, microsatellite markers, population genetics, polymorphism, neutral markers

INTRODUCTION

Studying the scale of marine population structure represents one of many critical steps in understanding the population dynamics of socio-economically important marine invertebrates. The softshell clam (*Mya arenaria*) is a wide-range, broadcast-spawning and potentially long-distance dispersing species of bivalve susceptible of exhibiting significant connectivity between populations (e.g. Strasser & Barber 2009). Development of highly polymorphic microsatellite markers is thus imperative (e.g. Selkoe & Toonen 2006) to correctly evaluate the connectivity of *M. arenaria* populations. By using a genomic microsatellite enriched library, eight polymorphic microsatellite loci for the bivalve *M. arenaria* were developed and are described here for the first time.

METHODS AND RESULTS

Total genomic DNA was extracted from mantle tissue of a single specimen of softshell clam (*M. arenaria*) using the DNA tissue E.Z.N.A. kit (Omega Bio-Tech Inc.). A genomic microsatellite library was constructed by digesting the DNA with *Sau3A1* (Roche) (Kandpal et al. 1994) and selecting fragments ranging between 300 and 1250 bp using a Chroma-Spin© column (Clone-Tech Inc.). Amplification of size-selected fragments and enrichment for repeat sequence motifs were carried out using *Sau3A1* linkers. Fragments containing microsatellite repeats were selected by hybridization with GACA, CA, GATA and GA biotine-labeled probes. Fragments linked to the biotinilated probes were then isolated using Streptavidin MagneSphere© magnetic beads (Promega). Enriched fragments were re-amplified, cloned into a pCR®2.1-TOPO® vector (Invitrogen), transformed into chemically competent cells of *Escherichia coli* DH5α-T1^R (Invitrogen) and plated onto LB-ampicillin-*Xgal*. Recombinant colonies were identified using a blue/white method of selection, transferred to a nylon membrane (Micron Separation Inc.) and subsequently hybridized with (CA)₁₅, (GA)₁₅, (GATA)₁₁ and (CAGA)₁₁ [γ -³²P]dATP end-labelled probes. Inserts from 155 positive clones out of a total of 1760 recombinants were sequenced on an ABI 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems Inc.) using universal

MI3 primers (Invitrogen) and BigDye™ Terminator cycle sequencing kits (Applied Biosystems). A total of 84 clones were characterized as having incorporated fragments with microsatellite repeats with 42 of them containing flanking regions appropriate for primer design. Primers were designed using PRIMER3 (v.0.4.0) and OLIGO6 (v.6.7.1.) software and labelled with fluorescent dye (Applied Biosystems) (Table 1).

All 42 primer pairs were first tested on a small initial sample of *M. arenaria* individuals. A total of 17 primer pairs resulted in amplified products. However, nine loci were abandoned, either because of non-specific amplifications, no polymorphism (i.e. same alleles in over 98% of individuals) or very high occurrence of null alleles as assessed with MICROCHECKER (v.2.2.3.) (Van Oosterhout et al. 2004). PCR conditions were optimized for the remaining eight loci, one of which is a tetranucleotide (*Mar5*) while the remaining seven (*Mar1*, *Mar2*, *Mar3*, *Mar4*, *Mar6*, *Mar7* and *Mar8*) are dinucleotides (Table 1). Amplification was carried out in 12.5 µL total volume containing 0.12-0.32 µM of each primer (Table 1), 0.2 mM of each dNTPs (Roche), 4.8% of dimethylsulfoxide (DMSO), 75 ng of DNA and 0.7 U of Expand High Fidelity Enzyme Mix (0.32mM Tris-HCl, pH 7.5, 1.6mM KCl, 0.016mM dithiothreitol (DTT), 0.0016mM EDTA, 0.008% Nonidet P40 (v/v), 0.008% Tween 20 (v/v) and 0.8% glycerol (v/v)) (Roche) using a Mastercycler® EP Thermal cycler (Eppendorf). Amplification for locus *Mar2* was carried out with 2.5 mM MgCl₂ (Roche) while amplification for the remaining seven loci was carried out with 1.5 mM MgCl₂ (Roche). Cycling conditions were set at (i) 94°C for 60s, followed by (ii) 35 cycles of 94 °C for 30s, (iii) 51, 54 or 56 °C for 30s (Table 1), (iv) 72 °C for 30s and ending with (v) a single extension cycle of 72 °C for 120s. Finally, PCR products were analysed on an ABI 3130 sequencer using Genescan LIZ1200 (Applied Biosystems) as the size standard. Raw data were analysed using GENEMAPPER software (Applied Biosystems) (Chatterji & Pachter 2006). The eight loci could be amplified with three PCR reactions: (1) MuxMar1 (51 °C) ; (2) MuxMar2 (56 °C); and (3) *Mar2* (54°C) (Table 1).

Table 1. Characteristics of eight microsatellite loci analysed on 25 softshell clams (*Mya arenaria*) from Richibucto, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada).

Locus	GenBank access no.	Repeat motif in cloned allele	Primer sequence (5' to 3')	Conc. (μ M)	T_m ($^{\circ}$ C)	Fluorescent. 5' label	Multiplex	Allele size range (bp)	N	N_A	H_O H_E	F_{IS} P
Mar1	JN191327	[(GC) ₄ (CA) ₃ GC(CA) ₁₁]	F-AAGCCACGTCTCAAGCCTTA R-TATGCGTTCGTCCGTATGTG	0.32	51	NED	MuxMar1	213 - 277	25	12	0.800 0.845	0.054 0.3313
Mar2	JN191328	(TG) ₁₄	F-ATATGTGGGTAAATGGTTGGC R-TAATTTCCTGCTATTACTGAGG	0.16	54	VIC	-----	167 - 239	25	20	0.680 0.696	0.023 0.5125
Mar3	JN191329	(CA) ₁₂	F-AGAAATGTAAGAGGAGATGC R-TCCGTAACATTTACGTCCTA	0.16	51	6FAM	MuxMar1	143 - 187	25	12	0.880 0.882	0.002 0.5813
Mar4	JN191330	(AC) ₂₄	F-TCAATGCCAAAACATTGGTGA R-ACCCCAAGCCTTTACTAGC	0.24	51	VIC	MuxMar1	181 - 269	25	20	0.840 0.893	0.061 0.2375
Mar5	JN191331	(GACA) ₇	F-TTGGGTCAAAACGTTCAAA R-CATGGCCACTGGAAGTGTTA	0.32	56	VIC	MuxMar2	170 - 214	25	6	0.640 0.593	-0.082 0.8188
Mar6	JN191332	(CA) ₉	F-CAATGCCCAACCCACTAAAC R-GCGATGTTGGTTGTGTTGAC	0.12	51	6FAM	MuxMar1	243 - 247	25	3	0.560 0.520	-0.079 0.7375
Mar7	JN191333	(GT) ₂₃	F-TTGCAGGCGATGTTGTATC R-ATACGGCATTCTTGGTCAGG	0.16	56	PET	MuxMar2	183 - 215	25	12	0.880 0.821	-0.073 0.9063
Mar8	JN191334	[(CA) ₇ CG(CA) ₉]	F-CATGTGTGACGAAATGTTGATG R-CAGAGTCATACACTGTCCATTGC	0.16	51	PET	MuxMar1	180 - 248	25	16	0.880 0.859	-0.025 0.7563

Conc. (primer concentration); T_m (annealing temperature); N (sample size); N_A (number of alleles); H_O (observed heterozygosity); H_E (non-biased expected heterozygosity); F_{IS} (inbreeding coefficient); P (P value for F_{IS} ; all non-significant)

Genetic characteristics of each microsatellite were described by genotyping a total of 25 *M. arenaria* individuals of comparable size collected in 2009 from Richibucto, New Brunswick (46°43'N; 64°53'W; Gulf of St. Lawrence, Canada). Genomic DNA was extracted from each individual with an E.Z.N.A. tissue kit using siphon or mantle tissue preserved in ethanol and genotyped as described above. Raw allelic scores for each marker were binned into allele size classes using the TANDEM software (Matschiner & Salzburger 2009) with prior specification of bin sizes for each marker (4bp for *Mar5* and 2bp for the remaining seven loci). Bin sizes were then confirmed by visual examination of the allele raw scores in scatter plots. Alleles at the range limit of the size classes were thoroughly inspected and accordingly assigned to their rightful bin. Number of alleles for each locus was assessed with FSTAT v.2.9.3.2. (Goudet 2001) while observed (H_o) and non-biased expected (H_E) (Nei 1978) heterozygosities as well as the allele size range (bp) at each locus were calculated with the GENETIX v.4.05 statistical package (Belkhir et al. 1996). Conformance to the Hardy-Weinberg equilibrium was assessed for each locus using Fisher's exact probability test with inbreeding coefficients (F_{IS}) (Weir & Cockerham 1984) calculated with FSTAT v.2.9.3.2. (Goudet 2001). P -values were set at a significance level of 5% and 0.625% after a Bonferoni correction for 160 randomisations. The MICROCHECKER v.2.2.3. (Van Oosterhout et al. 2004) software was used to test for possible presence of null alleles, stuttering effects and large allele dropouts. Finally, an analysis of linkage disequilibrium between all pairs of loci was performed with FSTAT v.2.9.3.2. (Goudet 2001) with a significance level of 5% and 0.179% after a Bonferroni correction for 560 permutations.

Characteristics of the eight newly developed markers are described in Table 1. Primer sequences were deposited in GenBank and were different from all other published sequences. Linkage disequilibrium analysis showed no significant linkage between any of the eight markers, with P -values ranging between 0.0143 and 0.8893). *Mar6* is the locus showing the least amount of polymorphism with a total of three detected alleles. However, this same marker was also amplified in other *M. arenaria* individuals from other sampling sites not accounted for in this paper, showing a total of seven different alleles (St-Onge et

al. 2013). The seven remaining loci are more polymorphic with total detected alleles ranging from six (*Mar5*) to 20 (*Mar2* and *Mar4*). Observed heterozygosity (H_O) ranged from 0.560 (*Mar6*) to 0.880 (*Mar3*, *Mar7* and *Mar8*) while expected heterozygosities (H_E) ranged from 0.520 (*Mar6*) to 0.893 (*Mar4*). All eight loci conformed to the Hardy-Weinberg equilibrium suggesting an absence of null alleles in the analyzed sample. An analysis carried out with MICROCHECKER (Van Oosterhout et al. 2004) confirm the same results and did not reveal any evidence for null alleles nor did it reveal any evidence of stuttering or large allele dropouts at any locus. Such characteristics show that all eight microsatellite markers developed here can be considered useful tools for studying the genetic structure of *M. arenaria* populations.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank the following collaborators for their help in the lab and in the field: Marie-Krystel Gauthier, Julie Quimper, Alexandra Valentin, Philippe Galipeau and Firmin Leblanc, Éric Tremblay and Léophane Leblanc of the Kouchibouguac National Park. This study was funded by PCRDA, NSERC and RAQ grants to P. St-Onge, J.M. Sévigny and R. Tremblay.

CHAPITRE 2
FORTE DIFFERENCIATION DES POPULATIONS DE LA MYE COMMUNE
(*MYA ARENARIA*) ECHANTILLONNEES DANS SEPT ECOREGIONS
MARINES BIOGEOGRAPHIQUES : POSSIBILITE DE SELECTION ET
ISOLATION PAR LA DISTANCE

Ce deuxième article, intitulé « *Strong population differentiation of softshell clams (*Mya arenaria*) sampled across seven biogeographic marine ecoregions : possible selection and isolation by distance* », fut corédigé par moi-même, par les professeurs Jean-Marie Sévigny (MPO-IML/ISMER-UQAR) et Réjean Tremblay (ISMER-UQAR), ainsi que par la chercheure associée Carly Strasser (UC). Il fut accepté pour publication dans sa version finale en 2013 par les éditeurs de la revue *Marine Biology*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche sur l'état de l'art, le développement des méthodes, l'exécution des tests de performance et la rédaction de l'article. Les professeurs Jean-Marie Sévigny et Réjean Tremblay, respectivement deuxième et quatrième auteurs, ont fourni l'idée originale et ont également aidé avec la révision de l'article. Finalement, la chercheure associée Carly Strasser, troisième auteure, a contribué à l'obtention d'échantillons ainsi qu'à la révision de l'article. Une version préliminaire de cet article a été présentée sous forme de communication orale scientifique à la conférence *PhysioMar International 2010* à Québec, Qc. (Canada) en novembre 2010. Une version abrégée de cet article a également été présentée sous forme de communication orale scientifique à la conférence *Evolution 2012* à Ottawa, On. (Canada) en juillet 2012.

2.1 RÉSUMÉ

Vingt-deux échantillons de *Mya arenaria* provenant de sept écorégions marines principalement situées dans la province biogéographique des zones « *Tempérées de l'Atlantique Nord-Ouest* » (CTNA) ont été recueillis entre 2001 et 2010 et génotypés à sept marqueurs microsatellites fortement polymorphes pour tester la différenciation des populations. Les résultats ont montré un fort niveau de différenciation régionale avec la présence de six groupes génétiquement distincts: (1) Nord du Golfe du Saint-Laurent (GSL), (2) Îles-de-la-Madeleine, (3) Sud du GSL, (4) Bas-Canada Atlantique, (5) Côtes Américaines, et (6) Nord de l'Europe. La structure des populations était supportée peu importe l'approche statistique employée et ne reflétait pas les limites géographiques des écorégions marines. Un gradient latitudinal de la richesse allélique suggère une expansion géographique post-glaciaire de l'espèce vers le nord. Alors que la distance géographique explique la variation génétique observée au sud du CTNA, l'hétérogénéité génétique plus accrue observée dans le nord du CTNA peut plutôt être expliquée par une multitude de facteurs comme l'isolation par la distance, le paysage marin et les processus sélectifs agissant sur le marqueur *Mar5*. L'exclusion du marqueur *Mar5* a résulté en une détection de trois groupes génétiquement distincts plutôt que six.

***2.2 STRONG POPULATION DIFFERENTIATION OF SOFTSHELL CLAMS (MYA ARENARIA)
SAMPLED ACROSS SEVEN BIOGEOGRAPHIC MARINE ECOREGIONS: POSSIBLE SELECTION AND
ISOLATION BY DISTANCE***

Philippe St-Onge^{1*}, Jean-Marie Sévigny², Carly Strasser³, and Réjean Tremblay¹

¹Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, 310 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada G5L 3A1

²Pêches et Océans Canada, Institut Maurice-Lamontagne, 850 Route de la Mer, Mont-Joli, QC, Canada, G5H 3Z4

³UC Curation Center, University of California Office of the President, 415 20th Street, Oakland CA 94612

ABSTRACT

Twenty-two *Mya arenaria* samples spanning seven marine ecoregions mostly situated in the « *Cold Temperate Northwest Atlantic* » (CTNA) biogeographic province were collected between 2001 and 2010 and genotyped at seven highly polymorphic microsatellite loci to test for population differentiation. Results showed strong regional differentiation with six genetic clusters: (1) Northern Gulf of St. Lawrence (GSL), (2) Magdalen Archipelago, (3) Southern GSL, (4) Lower Atlantic Canada, (5) US Coasts and (6) Northern Europe. Population structure was supported no matter the statistical approach and generally does not reflect the geographical limits of marine ecoregions. A latitudinal cline in allelic richness provides evidence for a northward post-glacial expansion range for this species. While geographical distance explains the genetic variation detected in southern CTNA, increased heterogeneity observed in northern CTNA can be explained by isolation by distance, marine landscaping and presumable selective processes acting at the *Mar5* locus. Exclusion of *Mar5* from analyses resulted in the detection of three genetic clusters instead of six.

KEYWORDS

Mya arenaria; softshell clam; microsatellite markers; population structure; marine ecoregions; gene flow; post-glacial expansion

INTRODUCTION

Several marine invertebrate species that remain sedentary during adult stages reproduce through a pelagic larval dispersal phase (Thorson 1950, Mileikovsky 1971). The genetic structure of such species provides important insights on the patterns of gene flow occurring in the marine system and generally reflects the dispersal pathways that facilitate the migration of new recruits among subpopulations (e.g. Dupont et al. 2007, Yasuda et al. 2009). Knowledge of the genetic diversity of marine invertebrate settlements provides essential tools for fisheries management, conservation biologists and understanding the population ecology of broadcast-spawning marine organisms. It can also improve the practice of artificial seeding of nursery-reared juveniles in the wild (e.g. Congleton et al. 2003, Redjah et al. 2010) by helping to maintain the genetic integrity of indigenous populations.

The softshell clam (*Mya arenaria*) is an ideal model species for population structure studies of benthic marine invertebrates undergoing a planctotrophic larval phase. It is a commercially important, broadcast-spawning and potentially long-distance dispersing species of bivalve residing in the soft-bottom environments of intertidal zones, estuaries, shallow sand bars and mud flats (e.g. St-Onge & Miron 2007, Shanks 2009). Settlements are found in most temperate ecoregions of the Atlantic and Pacific oceans (MacNeil 1965, Ponurovskii & Kolotukhina 2000), most especially in the « *Cold Temperate Northwest Atlantic* » (CTNA) biogeographic province (Spalding et al. 2007) where the first invasion from now extinct Pacific stocks is believed to have occurred during the Pliocene over 2.5 million years ago (MacNeil 1965).

The CTNA is characterized by highly heterogeneous coastlines with hundreds of estuaries, coastal lagoons, shallow and deep bays as well as a wide variety of intertidal regimes (Schmidt et al. 2008). The area can be further fragmented into distinct biogeographic marine ecoregions (Figure 11) mainly delimited by strong taxonomic, thermal and biogeochemical similarities (Engle & Summers 1999, Spalding et al. 2007).

Strong latitudinal gradients in mean summer sea surface temperature (SST) are also observed in the CTNA during summer months, varying between 8-12°C in the St. Lawrence estuary (Vézina et al. 1995) and 20°C in Chesapeake Bay (Shiah & Ducklow 1994). Such distinct physical and environmental conditions observed amongst ecoregions may (1) represent significant barriers limiting larval exchanges between them, (2) restrict gene flow and (3) influence the population structure through local adaptation (e.g. Wares 2002, Drouin et al. 2002, Domingues et al. 2010).

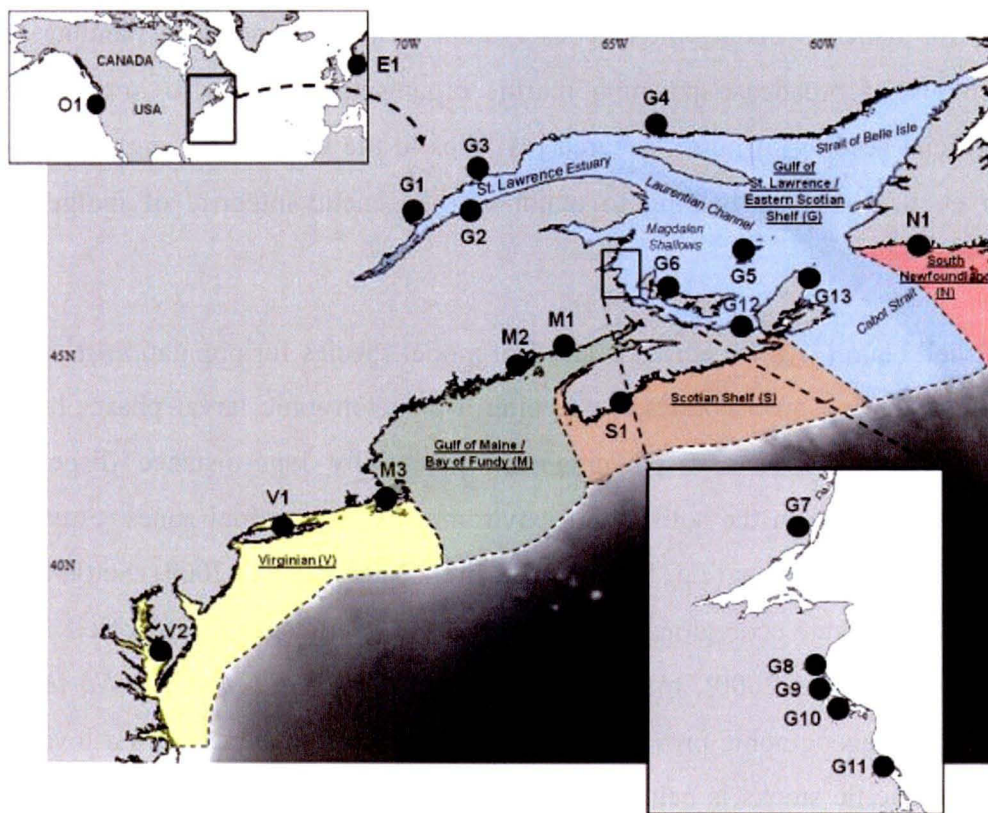


Figure 11: Map of part of the « Cold Temperate Northwest Atlantic » (CTNA) biogeographic province showing the location of the 22 *Mya arenaria* sampling sites and the limits of marine ecoregions (Spalding et al. 2007). Upper inset map shows the O1 and E1 sampling sites. Names, labels and GPS coordinates of each sample are found in Table 2.

Table 2: Statistics calculated over seven microsatellite loci for 22 *M. arenaria* sampling sites with GPS coordinates and year of sampling. Significant F_{IS} values (Bonferroni-adjusted nominal level of 0.032% after 3080 randomisations) are shown in bold font with asterisk.

Label – Sampling site (GPS coordinates)	Year sampled	N	TN_A	$MWZAR$ ($n = 10$)	TNP_A	H_o	H_E	F_{IS}
G1 – Saguenay, Quebec (048°12'N, 069°54'W)	2005	20	68	7.26	1	0.79	0.78	-0.02
G2 – Baie de Métis, Quebec (048°40'N, 068°01'W)	2005	22	67	7.23	1	0.75	0.77	0.04
G3 – Pointe-aux-Outardes, Quebec (049°03'N, 068°27'W)	2010	35	87	7.69	0	0.79	0.79	-0.01
G4 – Mingan, Quebec (050°18'N, 063°59'W)	2005	35	84	7.68	1	0.77	0.80	0.04
N1 – Little Barasway Bay, Newfoundland (047°36'N, 057°39'W)	2005	32	88	7.99	3	0.74	0.78	0.05
G5 – Havre-aux-Maisons, Quebec (047°26'N, 061°47'W)	2005	36	99	7.99	2	0.77	0.78	0.01
G6 – Malpèque Bay, Prince Edward Island (046°28'N, 063°42'W)	2010	34	83	7.77	0	0.74	0.78	0.06
G7 – Tabusintac, New Brunswick (047°20'N, 064°60'W)	2010	32	91	8.13	1	0.75	0.79	0.05
G8 – Kouchibouguac, New Brunswick (046°50'N, 064°56'W)	2009	37	89	7.73	0	0.69	0.76	0.09
G9 – St-Louis-de-Kent, New Brunswick (046°45'N, 064°55'W)	2009	32	92	8.05	2	0.79	0.78	-0.03
G10 – Richibucto, New Brunswick (046°43'N, 064°53'W)	2009	34	92	7.82	2	0.78	0.77	-0.01
G11 – Bouctouche, New Brunswick (046°31'N, 064°41'W)	2010	35	100	8.35	1	0.76	0.78	0.03
G12 – Antigonish, Nova Scotia (045°37'N, 061°59'W)	2001-2006	31	96	8.17	3	0.81	0.81	-0.01
G13 – Ingonish Harbour, Nova Scotia (046°38'N, 060°25'W)	2010	35	87	7.72	2	0.78	0.78	0.00
S1 – Port-Mouton, Nova Scotia (043°52'N, 064°48'W)	2010	33	92	8.65	0	0.79	0.82	0.05
M1 – St-John, New Brunswick (045° 17'N, 066° 04'W)	2001-2006	11	60	8.55	1	0.71	0.80	0.11
M2 – Pembroke, Maine (044°57'N, 067°10'W)	2001-2006	15	74	9.01	1	0.80	0.85	0.06
M3 – Barnstable, Massachusetts (041°42'N, 070° 20'W)	2001-2006	12	63	9.40	1	0.74	0.86	0.14*
V1 – Stony Brook, New York (040°54'N, 073° 07'W)	2001-2006	13	66	8.66	1	0.83	0.85	0.02
V2 – Chesapeake Bay, Maryland (038°47'N, 076° 08'W)	2001-2006	35	117	9.98	6	0.81	0.87	0.08*
O1 – Newport, Oregon (044°36'N, 124° 03' W)	2001-2006	20	76	8.05	1	0.76	0.81	0.07
E1 – Sylt, Germany (054°55'N, 008°21' E)	2001-2006	15	47	6.29	2	0.74	0.79	0.06

N = total number of individuals sampled; TN_A = total number of detected alleles; $MWZAR$ = mean within-loci allelic richness based on 10 diploid individuals; TNP_A = total number of private detected alleles; H_o = Nei's non-biased observed heterozygosity; H_E = Nei's expected heterozygosity; and F_{IS} = inbreeding coefficient

However, studies evaluating the genetic diversity of *M. arenaria* populations are scarce and show very little population differentiation across its natural distribution. Genotyping of the *ITS-1* ribosomal DNA marker in 12 populations sampled along the New England coast resulted in only two haplotypes and no significant genetic heterogeneity (Caporale et al. 1997). For their part, Lasota et al. (2004) genotyped 302 adult clams from seven North-European populations with six allozyme loci (*Gpi*, *Idh*, *Lap*, *Mdh*, *Pgd*, *Pgm*). They found low polymorphism (mean number of alleles between 2.0 and 2.7) and no population structure (mean Nei's $F_{ST} = 0.0133$, non-significant). Finally, Strasser & Barber (2009) widened the range of study and sampled 212 adults from 12 North-American and North-European populations spanning three different coastlines. Sequencing the cytochrome oxidase (*COI*) mitochondrial gene revealed significant genetic divergence between North-American and North-European populations (global $F_{ST} = 0.159$, $P < 0.001$) but no evidence of significant differentiation amongst North-American populations due to one haplotype dominating (65-100%) at all sites sampled.

The ribosomal DNA, allozyme loci and *COI* mitochondrial gene analyzed in the abovementioned studies could not detect the presence of population structure in *M. arenaria* due to very little genetic variation. Population genetic studies using multilocus analyses of polymorphic microsatellite markers specific to *M. arenaria* (Barker et al. 2011, St-Onge et al. 2011) may thus be more appropriate for detecting finer-scale patterns of population structure in the Northwest Atlantic (Selkoe & Toonen 2006). Lack of such studies tend to lead conservation biologists towards bioregionalization concepts like marine ecoregions to help them delineate marine protected areas and implement resource management policies (Fogarty & Botsford 2007, Spalding et al. 2007). However, the relevance of marine ecoregion classifications has seldom been tested genetically for marine species naturally distributed over large geographical areas like the CTNA. Results may provide more weight to factors such as geographical distance between settlements, environmental and physical discontinuities or local adaptation (e.g. Pineira et al. 2008; Schmidt et al. 2008). Evaluating latitudinal differences in genetic diversity of *M. arenaria* across the CTNA could also give more information on its colonisation history during the

last deglaciation of the « *Late Glacial Maximum* » (between 10 to 13 thousand years ago) when ice retreated from most of northern CTNA and Europe (Dyke & Prest 1987, Maggs et al. 2008). Such knowledge is essential to help separate genetic patterns into distinct categories, mainly the ones resulting from historical colonisation and those resulting from contemporary factors affecting gene flow and larval dispersal between settlements.

The main goal of this study will be to use a series of polymorphic microsatellite markers to test the hypothesis of significant genetic differentiation amongst *M. arenaria* settlements sampled across several marine ecoregions of the CTNA. More specifically, the study will investigate whether the population structure of this species (1) corresponds with the geographical limits of major biogeographic marine ecoregions, (2) reflects a post-glacial recolonisation genetic signature caused by the last deglaciation event, (3) is correlated with distance between settlements, (4) is caused by important barriers to gene flow and (5) is influenced by locally selective processes.

MATERIAL AND METHODS

Sampling and genotyping

Because allele frequencies can vary over time and amongst breeding seasons (Waples 1989), we first established whether temporal structure in *Mya arenaria* populations could be detected. Adult clams were collected at the two sampling sites of N1 and G8 (Figure 11) and separated according to three age classes per site. Age was determined by counting shell annuli (Maximovich & Guerassimova 2003). Thirty-five individuals of each age class were genotyped with seven microsatellite markers (described below). No genetic differences were detected amongst the three age classes after 1000 allele randomisations at either N1 (global $\Theta_{ST} = 0.0027$, $P = 0.109$) or G8 (global $\Theta_{ST} = -0.0004$; $P = 0.919$). Therefore this study focused on evaluating the spatial genetic structure.

To assess the spatial genetic structure, a total of 604 adult and juvenile softshell clams were collected between 2001 and 2010 at 22 sampling sites spanning seven marine

ecoregions (Spalding et al. 2007) (Table 2, Figure 11). These included 13 sites in the « *Gulf of St. Lawrence / Eastern Scotian* » Shelf (G), one site in « *South Newfoundland* » (N), one site in the « *Scotian Shelf* » (S), three sites in the « *Gulf of Maine / Bay of Fundy* » (M), two sites in the « *Virginian* » (V), one site in the « *Oregon, Washington, Vancouver Coast and Shelf* » (O) and one site in the « *North Sea* » (E). Sample size differed for each site, ranging from 11 to 37 individuals. Eight of the 22 samples (G12, M1-M3, V1-V2, O1 and E1) were comprised of individuals analyzed in a prior study (Strasser & Barber 2009).

Although some clams were dissected fresh, most collected clams were frozen at -40°C upon arrival at the laboratory. Once partially thawed, small tissue samples of mantle, foot or siphon were preserved into a vial filled with 95% ethanol. Genomic DNA of each individual was extracted from approximately 100 mg of preserved tissue with an E.Z.N.A. kit (Omega Bio-Tech Inc.).

Using a fluorescent labelling method, seven microsatellite loci (*Mar1*—GenBank accession number JN191327.1, *Mar3*—JN191329.1, *Mar4*—JN191330.1, *Mar5*—JN191331.1, *Mar6*—JN191332.1, *Mar7*—JN191333.1 and *Mar8*—JN191334.1) were amplified in each individual according to the methods described in St-Onge et al. (2011) (see also Barker et al. 2011). Amplified fragments were analyzed by capillary electrophoresis on an ABI 3130 genetic analyzer using a Genescan LIZ1200 size standard (Applied Biosystems Inc.). Raw allelic scores were assessed with the GENEMAPPER software (Applied BioSystems Inc.) (Chatterji & Pachter 2006). Final allele identity for all genotypes was based on resulting allele intervals generated by the TANDEM software (Matschiner & Salzburger 2009) and corrected by visually inspecting scatter plots of raw scores. Finally, the quality of data for the analysis of population structure (periodicity of markers, probability of null alleles, stuttering patterns and large allele dropouts at each locus of each sample) was evaluated with MICROCHECKER v.2.2.3. (Van Oosterhout et al. 2004).

Sample characteristics

Number of detected alleles, allelic richness, linkage disequilibrium between pairs of loci and conformance to Hardy-Weinberg equilibrium were all assessed with FSTAT v.2.9.3 (Goudet 2001) with the two latter set at a significance level of 5% and adjusted for multiple comparisons. Private alleles were summarized with CONVERT v.1.31 (Glaubitz 2004) while observed and expected heterozygosity values (Nei 1978) were determined with GENETIX v.4.05 (Belkhir et al. 1996).

Spatial genetic structure

Different analytical approaches were used to investigate the population genetic structure of softshell clams sampled across the « *Cold Temperate Northwest Atlantic* » (CTNA) biogeographic province. Population differentiation was first assessed with an exact G -test (Goudet et al. 1996) with FSTAT v.2.9.3 (Goudet 2001) using the global Θ_{ST} statistic (Weir & Cockerham 1984), an unbiased estimate of F_{ST} calculated from multi-locus allelic frequencies. FSTAT was also used to calculate pairwise Θ_{ST} values (Weir & Cockerham 1984). Both tests were set at a significance level of 5% and appropriately adjusted for multiple comparisons if needed. To account for the use of highly polymorphic microsatellite markers, mean pairwise D_{EST} values (Jost 2008) were also calculated with SMOGD (Crawford 2010) and averaged across all loci. Confidence intervals (95%) were calculated by averaging the mean variances of all individual loci (Sokal & Rohlf 1995).

Population structure was also investigated using a Bayesian model-based MCMC clustering method as implemented in the program STRUCTURE v.2.3.3. (Pritchard et al. 2000, Falush et al. 2003). This method can be used to infer population genetic structure from individual multi-locus genotypes assuming Hardy-Weinberg and linkage equilibrium. Four simulations were carried out for each inferred K ranging between two and 22 and allowed admixture of individuals as well as correlations between allele frequencies (Falush et al. 2003). Each run consisted of a burn-in period of 50 000 steps followed by 50 000

Markov Chain Monte Carlo (MCMC) repetitions. The geographical location of individuals was only used as a prior to assist the clustering process (Hubisz et al. 2009). Resulting estimated log probabilities for each run were then used to compute the ad-hoc statistic ΔK (Evanno et al. 2005) representing the most probable number of genetic clusters (K) in the dataset. Individual clams were then probabilistically assigned to one of K distinct genetic clusters.

Isolation by distance

Three independent isolation by distance analyses were carried out with the IBDWS program (Jensen et al. 2005) by way of a Mantel test (10 000 randomisations) correlating pairwise $\theta_{ST} (1 - \theta_{ST})^{-1}$ values (Weir & Cockerham 1984, Rousset 1997) with geographical distance. Distance was based on the main sea surface pathways (Shore et al. 2000, Savenkoff et al. 2001, Kenchington et al. 2006) and estimated with the distance calculator available in the GEBCO Digital Atlas (British Oceanographic Data Centre 2003). Independent analyses were carried out for samples in (1) CTNA ($N = 20$), (2) G and N only ($N = 14$), and (3) S, M and V only ($N = 6$). The same three sets of samples were also used to analyze isolation by distance with pairwise D_{EST} values (Jost 2008). These analyses were carried out with the Isolde program implemented in the Genepop v.4.0.10 on the web (Raymond & Rousset 1995, Rousset 2008) and using a Spearman rank correlation test ($\alpha = 5\%$) (Sokal & Rohlf 1995).

Barriers to gene flow

The software BARRIER v.2.2 (Manni et al. 2004) was used to build a Delaunay triangulated connectivity network with Voronoi tessellations based on the geographical location of each sample. The five most significant geographical barriers to gene flow were then detected using Monmonier's algorithm (Monmonier 1973) from pairwise genetic distances (Nei 1978) between linked samples in the network.

Positive selection

Finally, locus-specific values of θ_{ST} (Figure 12) were calculated for each marker using FSTAT v.2.9.3 (Goudet 2001). Results showed that *Mar5* had a θ_{ST} value of 0.058, amounting to nearly twice that of the global θ_{ST} value of 0.031 calculated across all seven loci. The multi-loci neutrality test procedure described in Beaumont & Nichols (1996) arrived to a similar conclusion by placing *Mar5* outside and over the 95% confidence limit of the expected β -hat distribution (Cockerham & Weir 1993) calculated under the island (Wright 1931, 1943) and infinite alleles mutational models (Kimura & Crow 1964). Such results suggest that *Mar5* could be a candidate marker for positive selection. Pairwise θ_{ST} , isolation by distance (with pairwise θ_{ST} and D_{EST}) as well as a clustering analysis with the STRUCTURE software were thus repeated without *Mar5* as described above. Slopes for the isolation by distance correlations with and without *Mar5* were compared using a one-sided paired t test ($\alpha = 0.05$) (Zar 1999). However, some parameters for the clustering analysis differed from those described above in that only three runs were carried out for K values ranging from 2 to 10 with a burn-in period of 25 000 steps and 25 000 MCMC repetitions.

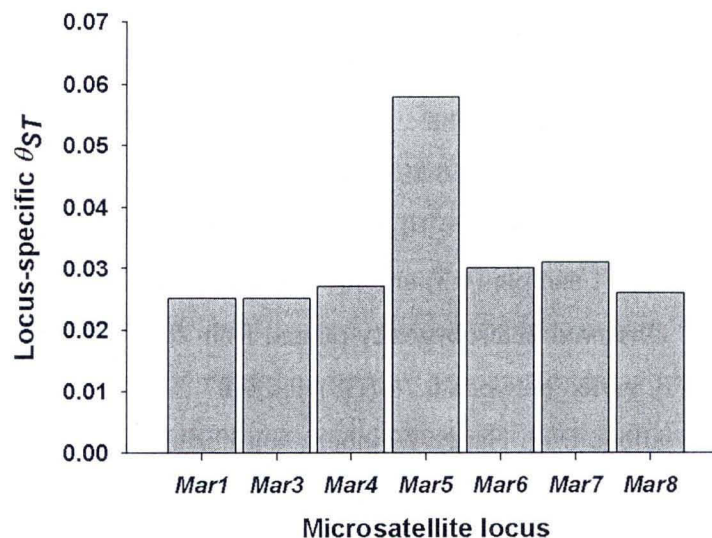


Figure 12 : Locus-specific values of θ_{ST} for each microsatellite marker.

RESULTS

Sample characteristics

Analyses with MICROCHECKER showed that evidence for null alleles (homozygote excess) was found in only 12 out of 154 (7.8%) combinations of loci and samples, including five for *Mar1* (G5, G6, G8, M2 and M3) and three for *Mar3* (M1, M2 and V2). However, there was no evidence of technical problems associated with stuttering patterns or large allele dropouts. Data was considered acceptable for the analysis of population structure.

No linkage disequilibrium was found between any pair of loci with *P*-values ranging between 0.02 (*Mar4–Mar6*) and 0.94 (*Mar1 – Mar6*). Significance for this test was Bonferoni-adjusted to 0.002% after 420 randomisations. Each individual locus was thus considered statistically independent. High genetic variability was found in *M. arenaria* across all seven loci and 22 populations with a mean allelic richness of 8.1 (based on a minimum sample of 10 individuals; see *Mar8* in the sample M3) as well as high observed and expected heterozygosity values of 0.77 and 0.80 respectively (Tables 2, 3 and 4). When calculated across samples (Table 3), total number of alleles varied between seven (*Mar6*) and 50 (*Mar4*), mean allelic richness ($N = 10$) ranged from 3.2 (*Mar6*) to 11.2 (*Mar4*) while observed and expected within-sample heterozygosity values varied from 0.50 (*Mar6*) to 0.86 (*Mar8*) and from 0.52 (*Mar6*) to 0.89 (*Mar1*) respectively. When calculated across loci (Table 2), mean allelic richness ($N = 10$) decreased with increasing latitude (Figure 13) and was the lowest in the E1 sample (6.3) and the highest in the V2 and M3 samples (10.0 and 9.4 respectively). Observed heterozygosity ranged from 0.70 (G8) to 0.83 (V1) while expected heterozygosity varied between 0.76 (G8) and 0.87 (V2). Global statistics (Tables 2 and 3) revealed deviations from Hardy-Weinberg equilibrium at *Mar1*, *Mar3* and *Mar8* ($P < 0.001$, 0.003 and 0.005 respectively) and in V2 and M3 (both $P = 0.0003$). In total, 32 private alleles were observed in 18 out of 22 samples with six of them (18.8%) exclusive to the V2 sample.

Table 3 : Global descriptive statistics calculated over all samples of *Mya arenaria* individuals genotyped at seven microsatellite loci. Within-sample inbreeding coefficients (wsF_{IS}) showing significant deficiencies in heterozygotes are highlighted in bold font with asterisk (after 1000 allele randomisations).

	<i>Mar1</i>	<i>Mar3</i>	<i>Mar4</i>	<i>Mar5</i>	<i>Mar6</i>	<i>Mar7</i>	<i>Mar8</i>
	All 22 samples						
tN	601	604	601	601	604	604	599
tN_A	30	28	50	28	7	24	33
MN_A	14.00	11.82	20.05	8.27	3.68	11.91	14.36
tN_{PA}	5	3	3	9	1	5	8
$MWSAR$	9.80	8.54	11.20	5.84	3.19	8.45	9.66
$SEWSAR$	0.31	0.30	0.42	0.40	0.11	0.27	0.28
$MWSH_O$	0.83	0.81	0.85	0.71	0.50	0.83	0.86
$SEWSH_O$	0.02	0.02	0.02	0.03	0.02	0.03	0.02
$MWSH_E$	0.89	0.86	0.88	0.72	0.52	0.85	0.88
$SEWSH_E$	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01
wsF_{IS}	0.07*	0.04*	0.02	0.03	0.01	0.03	0.03*

tN = total sample size; tN_A = total number of detected alleles; MN_A = mean number of detected alleles per sampled site; tN_{PA} = total number of private alleles; $MWSAR$ = mean within-sample allelic richness as calculated from a minimum sample size of 10 diploid individuals; $SEWSAR$ = standard error of within-sample mean allelic richness; $MWSH_O$ = mean within-sample observed heterozygosity; $SEWSH_O$ = standard error of within-sample observed heterozygosity; $MWSH_E$ = Nei's mean non-biased within-sample expected heterozygosity; $SEWSH_E$ = standard error of within-sample expected heterozygosity; wsF_{IS} = within-sample inbreeding coefficient

Table 4 : Descriptive statistics of each sample of *Mya arenaria* individuals genotyped at seven microsatellite loci. Significant F_{IS} values are highlighted with bold font and asterisk.

	Microsatellite markers						
	Mar1	Mar3	Mar4	Mar5	Mar6	Mar7	Mar8
G1 – Saguenay							
<i>N</i>	20	20	20	20	20	20	20
<i>N_a</i>	11	8	17	7	3	12	10
<i>N_{Pa}</i>	---	---	---	1	---	---	---
<i>AR</i>	7.61	6.72	11.04	4.97	2.99	9.17	8.34
<i>H_O</i>	0.70	0.90	1.00	0.75	0.55	0.80	0.85
<i>H_E</i>	0.77	0.81	0.90	0.61	0.59	0.88	0.89
<i>F_{IS}</i>	0.09	-0.12	-0.12	-0.25	0.06	0.09	0.04
G2 – Baie de Métis							
<i>N</i>	21	22	22	22	22	22	21
<i>N_a</i>	9	11	12	8	3	12	12
<i>N_{Pa}</i>	---	---	---	---	---	1	---
<i>AR</i>	7.06	7.74	9.19	5.52	2.92	9.65	8.53
<i>H_O</i>	0.81	0.86	0.77	0.55	0.37	0.91	0.95
<i>H_E</i>	0.84	0.83	0.87	0.73	0.39	0.89	0.86
<i>F_{IS}</i>	0.03	-0.04	0.12	0.26	0.06	-0.02	-0.12
G3 – Pointe-aux-Outardes							
<i>N</i>	35	35	35	35	35	35	35
<i>N_a</i>	16	12	21	6	3	16	13
<i>N_{Pa}</i>	---	---	---	---	---	---	---
<i>AR</i>	10.03	7.97	10.49	4.39	2.75	9.838	8.368
<i>H_O</i>	0.89	0.91	0.89	0.77	0.49	0.74	0.86
<i>H_E</i>	0.91	0.85	0.86	0.71	0.43	0.90	0.86
<i>F_{IS}</i>	0.02	-0.08	-0.03	-0.09	-0.14	0.17	0.00
G4 – Mingan							
<i>N</i>	35	35	35	35	35	35	35
<i>N_a</i>	15	11	18	12	3	12	14
<i>N_{Pa}</i>	---	---	---	1	---	---	---
<i>AR</i>	10.16	7.93	9.93	6.27	2.91	8.08	8.48
<i>H_O</i>	0.91	0.83	0.80	0.66	0.49	0.83	0.86
<i>H_E</i>	0.91	0.86	0.88	0.76	0.44	0.86	0.87
<i>F_{IS}</i>	0.00	0.04	0.09	0.13	-0.12	0.04	0.01
N1 – Little Barasway Bay							
<i>N</i>	32	32	31	32	32	32	31
<i>N_a</i>	17	14	15	10	3	14	15
<i>N_{Pa}</i>	2	1	---	---	---	---	---
<i>AR</i>	10.94	9.04	7.62	6.05	2.86	9.41	9.99
<i>H_O</i>	0.84	0.84	0.74	0.59	0.50	0.91	0.77
<i>H_E</i>	0.92	0.85	0.69	0.75	0.47	0.90	0.89
<i>F_{IS}</i>	0.09	0.00	-0.08	0.21	-0.06	-0.01	0.13
G5 – Havre-aux-Maisons							
<i>N</i>	36	36	36	36	36	36	36
<i>N_a</i>	16	13	27	9	4	14	17
<i>N_{Pa}</i>	---	---	---	---	---	---	2
<i>AR</i>	10.79	7.54	12.93	4.65	3.19	7.64	9.20
<i>H_O</i>	0.81	0.75	0.94	0.61	0.64	0.97	0.69
<i>H_E</i>	0.92	0.82	0.94	0.64	0.54	0.81	0.80
<i>F_{IS}</i>	0.13	0.09	-0.01	0.05	-0.19	-0.21	0.13
G6 – Malpeque Bay							
<i>N</i>	34	34	33	34	34	34	34
<i>N_a</i>	15	9	25	7	4	12	15
<i>N_{Pa}</i>	---	---	---	---	---	---	---
<i>AR</i>	9.63	7.05	12.64	4.38	3.05	7.68	9.95
<i>H_O</i>	0.71	0.85	1.00	0.53	0.38	0.82	0.88
<i>H_E</i>	0.88	0.84	0.94	0.66	0.43	0.83	0.91
<i>F_{IS}</i>	0.20	-0.02	-0.07	0.20	0.10	0.01	0.03

Table 4 : *continued*

	Microsatellite markers						
	<i>Mar1</i>	<i>Mar3</i>	<i>Mar4</i>	<i>Mar5</i>	<i>Mar6</i>	<i>Mar7</i>	<i>Mar8</i>
G7 – Tabusintac							
<i>N</i>	32	32	32	32	32	32	32
<i>N_a</i>	16	10	26	6	5	11	17
<i>N_{Da}</i>	---	---	---	---	---	---	1
<i>AR</i>	10.38	7.42	13.41	3.92	3.41	7.74	10.66
<i>H_O</i>	0.81	0.81	0.97	0.59	0.47	0.81	0.81
<i>H_E</i>	0.92	0.86	0.94	0.61	0.47	0.84	0.92
<i>F_{IS}</i>	0.11	0.06	-0.03	0.03	-0.00	0.04	0.12
G8 – Kouchibouguac							
<i>N</i>	37	37	37	37	37	37	37
<i>N_a</i>	15	10	26	7	3	13	17
<i>N_{Da}</i>	---	---	---	---	---	---	---
<i>AR</i>	9.52	7.03	11.57	4.58	2.46	8.70	10.26
<i>H_O</i>	0.76	0.84	0.78	0.51	0.30	0.89	0.78
<i>H_E</i>	0.88	0.84	0.87	0.65	0.34	0.86	0.91
<i>F_{IS}</i>	0.14	-0.00	0.10	0.21	0.12	-0.04	0.14
G9 – St-Louis-de-Kent							
<i>N</i>	32	32	32	32	32	32	32
<i>N_a</i>	18	13	26	5	4	11	15
<i>N_{Da}</i>	---	---	1	---	---	1	---
<i>AR</i>	10.70	8.25	12.78	4.00	3.37	7.45	9.76
<i>H_O</i>	0.94	0.84	0.94	0.59	0.44	0.91	0.91
<i>H_E</i>	0.91	0.86	0.93	0.57	0.44	0.82	0.91
<i>F_{IS}</i>	-0.03	0.02	-0.01	-0.05	-0.00	-0.10	-0.00
G10 – Richibucto							
<i>N</i>	34	34	34	33	34	34	34
<i>N_a</i>	13	13	26	6	3	13	18
<i>N_{Da}</i>	---	---	1	---	---	---	1
<i>AR</i>	8.99	8.51	12.20	3.86	2.76	8.20	10.19
<i>H_O</i>	0.85	0.85	0.85	0.67	0.50	0.85	0.88
<i>H_E</i>	0.87	0.86	0.90	0.57	0.49	0.82	0.88
<i>F_{IS}</i>	0.02	0.01	0.06	-0.16	-0.03	-0.05	-0.00
G11 – Bouctouche							
<i>N</i>	35	35	35	35	35	35	35
<i>N_a</i>	17	10	32	6	4	13	19
<i>N_{Da}</i>	---	---	---	1	---	---	---
<i>AR</i>	11.05	7.17	14.41	4.04	2.77	8.03	10.99
<i>H_O</i>	0.97	0.77	0.94	0.57	0.40	0.77	0.91
<i>H_E</i>	0.93	0.86	0.96	0.62	0.38	0.83	0.92
<i>F_{IS}</i>	-0.05	0.10	0.02	0.08	-0.07	0.07	0.01
G12 – Antigonish							
<i>N</i>	31	31	31	31	31	31	31
<i>N_a</i>	18	12	24	6	4	11	21
<i>N_{Da}</i>	2	---	---	---	---	---	1
<i>AR</i>	10.91	7.92	11.80	4.19	3.27	7.21	11.87
<i>H_O</i>	0.94	0.87	0.90	0.74	0.55	0.71	0.97
<i>H_E</i>	0.91	0.84	0.90	0.70	0.54	0.83	0.93
<i>F_{IS}</i>	-0.02	-0.04	-0.01	-0.07	-0.01	0.14	-0.05
G13 – Ingonish Harbour							
<i>N</i>	35	35	35	35	35	35	35
<i>N_a</i>	14	12	22	9	3	14	13
<i>N_{Da}</i>	---	---	---	2	---	---	---
<i>AR</i>	10.02	7.28	10.56	5.47	2.94	8.95	8.84
<i>H_O</i>	0.83	0.80	0.86	0.80	0.51	0.77	0.89
<i>H_E</i>	0.91	0.78	0.85	0.72	0.47	0.86	0.88
<i>F_{IS}</i>	0.09	-0.02	-0.01	-0.12	-0.10	0.10	-0.00

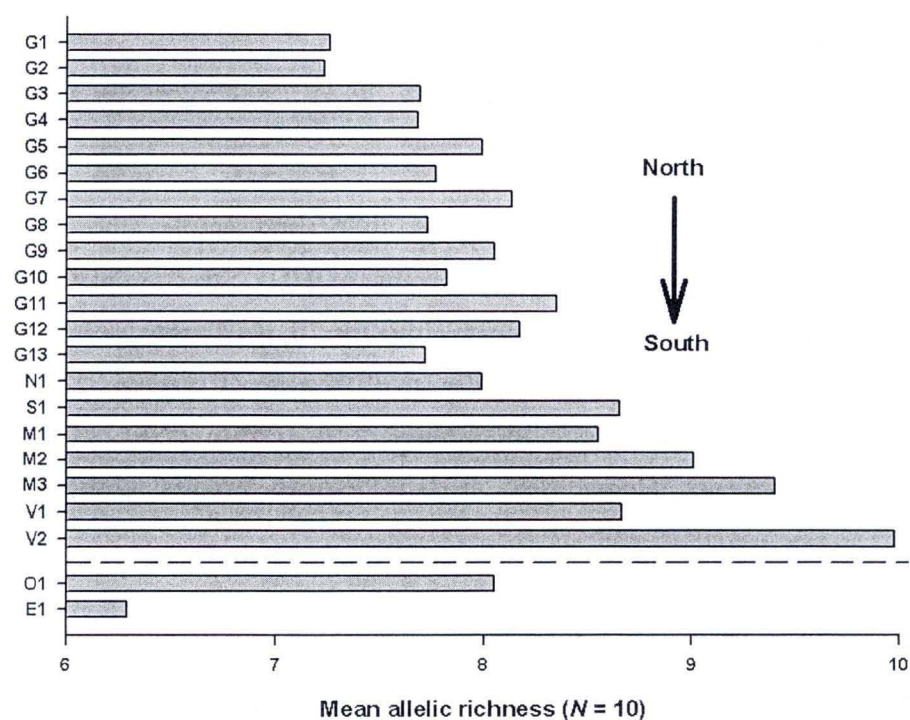
Table 4 : *continued*

	Microsatellite markers						
	Mar1	Mar3	Mar4	Mar5	Mar6	Mar7	Mar8
S1 – Port-Mouton							
<i>N</i>	33	33	32	33	33	33	32
<i>N_d</i>	18	17	21	11	4	13	15
<i>N_{pa}</i>	---	---	---	---	---	---	---
<i>AR</i>	10.49	10.08	9.62	7.50	3.27	9.39	10.18
<i>H_O</i>	0.88	0.82	0.81	0.82	0.52	0.79	0.88
<i>H_E</i>	0.91	0.89	0.80	0.82	0.55	0.89	0.91
<i>F_{IS}</i>	0.04	0.08	-0.01	-0.00	0.07	0.12	0.04
M1 – St-John							
<i>N</i>	11	11	11	11	11	11	11
<i>N_d</i>	10	11	10	8	3	10	11
<i>N_{pa}</i>	---	---	---	1	---	---	---
<i>AR</i>	9.62	10.53	9.18	7.71	3.00	9.45	10.36
<i>H_O</i>	0.73	0.64	0.55	0.82	0.55	0.82	0.91
<i>H_E</i>	0.91	0.92	0.66	0.78	0.60	0.84	0.88
<i>F_{IS}</i>	0.20	0.32	0.18	-0.05	0.10	0.03	-0.04
M2 – Pembroke							
<i>N</i>	15	15	15	15	15	15	15
<i>N_d</i>	16	13	14	9	3	11	10
<i>N_{pa}</i>	---	---	1	---	---	---	---
<i>AR</i>	13.11	10.58	10.68	7.60	3.00	9.53	8.55
<i>H_O</i>	0.73	0.53	1.00	1.00	0.67	0.87	0.80
<i>H_E</i>	0.96	0.91	0.85	0.84	0.61	0.89	0.89
<i>F_{IS}</i>	0.24	0.42*	-0.18	-0.20	-0.11	0.03	0.11
M3 – Barnstable							
<i>N</i>	11	12	12	12	12	12	10
<i>N_d</i>	11	12	14	5	4	12	12
<i>N_{pa}</i>	---	1	---	---	---	---	---
<i>AR</i>	10.53	11.08	12.45	4.83	3.96	10.93	12.00
<i>H_O</i>	0.55	0.75	0.75	0.58	0.58	1.00	1.00
<i>H_E</i>	0.92	0.93	0.94	0.77	0.67	0.91	0.90
<i>F_{IS}</i>	0.42	0.20	0.21	0.25	0.13	-0.10	-0.12
V1 – Stony Brook							
<i>N</i>	12	13	13	13	13	13	13
<i>N_d</i>	10	12	12	10	5	9	9
<i>N_{pa}</i>	---	---	---	---	---	1	---
<i>AR</i>	9.29	10.47	10.43	8.89	4.72	8.61	8.20
<i>H_O</i>	0.92	0.92	0.69	0.77	0.62	1.00	0.92
<i>H_E</i>	0.90	0.91	0.88	0.81	0.71	0.91	0.85
<i>F_{IS}</i>	-0.02	-0.02	0.22	0.05	0.14	-0.11	-0.10
V2 – Chesapeake Bay							
<i>N</i>	35	35	35	33	35	35	35
<i>N_d</i>	15	16	28	16	6	16	22
<i>N_{pa}</i>	---	---	---	2	1	2	1
<i>AR</i>	10.12	10.10	14.64	10.07	4.13	8.91	11.86
<i>H_O</i>	0.86	0.71	0.89	0.91	0.54	0.86	0.89
<i>H_E</i>	0.91	0.90	0.97	0.90	0.64	0.87	0.92
<i>F_{IS}</i>	0.06	0.20	0.08	-0.01	0.15	0.02	0.04
O1 – Newport							
<i>N</i>	20	20	20	20	20	20	20
<i>N_d</i>	11	12	17	12	4	7	12
<i>N_{pa}</i>	---	1	---	---	---	---	---
<i>AR</i>	8.07	9.90	11.91	9.06	3.50	5.96	7.96
<i>H_O</i>	0.80	0.95	0.90	0.80	0.45	0.70	0.70
<i>H_E</i>	0.84	0.91	0.94	0.85	0.64	0.75	0.77
<i>F_{IS}</i>	0.05	-0.04	0.04	0.06	0.30	0.07	0.09

Table 4: *continued*

	Microsatellite markers						
	<i>Mar1</i>	<i>Mar3</i>	<i>Mar4</i>	<i>Mar5</i>	<i>Mar6</i>	<i>Mar7</i>	<i>Mar8</i>
	El – Sylt						
<i>N</i>	15	15	15	15	15	15	15
<i>N_a</i>	7	9	8	7	3	6	9
<i>N_{pa}</i>	1	---	---	1	---	---	---
<i>AR</i>	6.62	7.53	6.96	6.52	3.00	5.43	7.99
<i>H_O</i>	0.80	0.73	0.80	0.93	0.60	0.47	0.87
<i>H_E</i>	0.86	0.84	0.83	0.83	0.63	0.68	0.86
<i>F_{IS}</i>	0.07	0.13	0.03	-0.13	0.04	0.32	-0.01

N = sample size; *N_a* = number of detected alleles; *N_{pa}* = number of private alleles; *AR* = allelic richness as calculated from a sub-sample of 10 diploid individuals; *H_O* = Nei's observed heterozygosity; *H_E* = Nei's non-biased expected heterozygosity; *F_{IS}* = inbreeding coefficient

Figure 13 : Allelic richness ($N = 10$) based on the genotyping of 22 *Mya arenaria* sampling sites from seven microsatellite markers.

Spatial genetic structure

The global multilocus Θ_{ST} revealed significant population differentiation ($\Theta_{ST} = 0.031$, $P < 0.001$). Pairwise Θ_{ST} values varied between -0.003 (G2 and G3) and 0.099 (G5 and E1) (Table 5). Out of 231 pairwise Θ_{ST} values, 161 (69.7%) showed significant differences in allelic frequencies (see Tables A1 to A7 in Annexe A for allelic frequency tables per locus and sample). Most of the 70 pairwise tests that did not show significant differences were between sites sampled within the same geographical region. None of the 10 pairwise tests generated with G1-G4 and N1 samples (Figure 11) showed significantly different allelic frequencies. Only six out of 36 pairwise tests (16.7%) generated with the remaining nine G samples showed significantly different allelic frequencies with five of them implicating G5. Ten out of 21 pairwise Θ_{ST} tests (47.6%) generated with the seven samples originating from both American coasts showed significantly different allelic frequencies. Six of these differences occurred between the northern S1, M1 and M2 and the southern V2 and O1 samples (Figure 11). Finally, the E1 sample had allelic frequencies significantly different from all other samples.

Mean pairwise D_{EST} values (Jost 2008) across all loci and samples amounted to 0.180, which is considerably higher than the global Θ_{ST} value of 0.031. Structure patterns based on the 95% confidence interval were more conservative than those detected with the pairwise Θ_{ST} method and showed fewer significant pairwise differences (105 out of 231 or 45.5%), especially between samples from the northern range of the CTNA (Table 5). Most values outlying the 95% confidence interval were observed between samples south and north of M1.

Six genetic clusters ($K = 6$) were detected with STRUCTURE (Figures 14a and 15): (1) four northern G samples (G1-G4); (2) G5; (3) all remaining G samples (G6-G13); (4) N1, S1 and M1; (5) V and O samples including M2 and M3; and (6) E1 (see Table 6 for membership probabilities to each cluster).

Table 5 : Pairwise θ_{ST} values (above diagonal) and Jost's (2008) mean pairwise D_{EST} across loci (below diagonal) between all 22 *Mya arenaria* samples using seven microsatellite markers. Significant values are indicated in underlined bold font. See Table 2 for information on population labels.

	G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10
G1		0.01	0.01	0.02	0.03	<u>0.05</u>	<u>0.05</u>	<u>0.04</u>	<u>0.05</u>	<u>0.05</u>	<u>0.06</u>
G2	0.03		-0.00	-0.00	0.01	<u>0.05</u>	<u>0.03</u>	<u>0.03</u>	0.02	0.03	0.03
G3	0.05	-0.01		-0.00	0.00	<u>0.05</u>	<u>0.03</u>	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>	<u>0.03</u>
G4	0.10	0.00	-0.01		0.00	<u>0.05</u>	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>
N1	0.13	0.06	0.04	0.04		<u>0.06</u>	<u>0.04</u>	<u>0.04</u>	<u>0.03</u>	<u>0.04</u>	<u>0.04</u>
G5	<u>0.19</u>	<u>0.20</u>	<u>0.21</u>	<u>0.24</u>	<u>0.29</u>		<u>0.02</u>	0.01	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>
G6	<u>0.19</u>	0.12	0.14	0.14	<u>0.21</u>	0.13		0.00	0.01	0.01	0.01
G7	0.16	0.12	0.10	0.11	0.16	0.11	0.03		0.00	-0.00	-0.00
G8	0.16	0.07	0.09	0.09	0.12	0.14	0.05	0.03		-0.00	0.00
G9	0.17	0.09	0.09	0.09	0.16	0.10	0.04	-0.03	-0.00		0.00
G10	<u>0.19</u>	0.09	0.09	0.08	0.16	<u>0.18</u>	0.07	0.01	0.02	0.00	
G11	0.17	0.12	0.11	0.09	<u>0.18</u>	0.09	0.01	-0.05	0.02	-0.02	0.02
G12	0.16	0.07	0.08	0.06	0.12	<u>0.19</u>	-0.00	0.03	0.02	0.03	0.02
G13	0.15	0.08	0.07	0.09	0.10	0.14	0.06	0.06	0.06	0.07	0.05
S1	<u>0.18</u>	0.13	0.09	0.08	0.05	<u>0.22</u>	0.13	0.10	0.11	0.10	0.12
M1	<u>0.26</u>	<u>0.19</u>	0.13	0.09	0.07	<u>0.40</u>	<u>0.31</u>	<u>0.28</u>	<u>0.26</u>	<u>0.23</u>	<u>0.23</u>
M2	0.17	0.14	0.09	0.06	0.02	<u>0.22</u>	<u>0.23</u>	0.14	0.17	0.13	0.16
M3	<u>0.23</u>	0.16	0.14	0.13	0.14	<u>0.33</u>	<u>0.27</u>	0.14	<u>0.23</u>	<u>0.21</u>	<u>0.21</u>
V1	<u>0.26</u>	<u>0.22</u>	<u>0.22</u>	<u>0.20</u>	<u>0.20</u>	<u>0.41</u>	<u>0.33</u>	<u>0.33</u>	<u>0.33</u>	<u>0.33</u>	<u>0.35</u>
V2	<u>0.38</u>	<u>0.34</u>	<u>0.35</u>	<u>0.32</u>	<u>0.35</u>	<u>0.43</u>	<u>0.39</u>	<u>0.32</u>	<u>0.43</u>	<u>0.38</u>	<u>0.40</u>
O1	<u>0.30</u>	<u>0.26</u>	<u>0.28</u>	<u>0.23</u>	<u>0.31</u>	<u>0.36</u>	<u>0.32</u>	<u>0.29</u>	<u>0.33</u>	<u>0.32</u>	<u>0.34</u>
E1	<u>0.36</u>	<u>0.39</u>	<u>0.35</u>	<u>0.33</u>	<u>0.34</u>	<u>0.47</u>	<u>0.38</u>	<u>0.37</u>	<u>0.44</u>	<u>0.42</u>	<u>0.41</u>

Table 5 : *continued*

	<u>G11</u>	<u>G12</u>	<u>G13</u>	<u>S1</u>	<u>M1</u>	<u>M2</u>	<u>M3</u>	<u>V1</u>	<u>V2</u>	<u>O1</u>	<u>E1</u>
G1	0.05	<u>0.04</u>	<u>0.04</u>	<u>0.04</u>	<u>0.05</u>	<u>0.03</u>	<u>0.04</u>	<u>0.04</u>	<u>0.06</u>	<u>0.05</u>	<u>0.08</u>
G2	<u>0.03</u>	0.01	0.02	<u>0.02</u>	<u>0.04</u>	<u>0.02</u>	0.04	<u>0.04</u>	<u>0.05</u>	<u>0.05</u>	<u>0.08</u>
G3	<u>0.03</u>	<u>0.01</u>	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	0.02	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>	<u>0.04</u>	<u>0.05</u>	<u>0.05</u>	<u>0.07</u>
G4	0.02	<u>0.01</u>	0.02	<u>0.01</u>	0.03	0.01	<u>0.03</u>	<u>0.03</u>	<u>0.04</u>	<u>0.04</u>	<u>0.06</u>
N1	<u>0.04</u>	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	0.01	0.01	0.01	0.03	<u>0.04</u>	<u>0.06</u>	<u>0.06</u>	<u>0.07</u>
G5	0.01	<u>0.03</u>	<u>0.02</u>	<u>0.04</u>	<u>0.09</u>	<u>0.04</u>	<u>0.06</u>	<u>0.08</u>	<u>0.07</u>	<u>0.07</u>	<u>0.10</u>
G6	-0.00	-0.00	0.01	<u>0.02</u>	<u>0.07</u>	<u>0.04</u>	<u>0.05</u>	<u>0.06</u>	<u>0.06</u>	<u>0.06</u>	<u>0.08</u>
G7	-0.01	0.00	0.01	<u>0.02</u>	<u>0.07</u>	<u>0.02</u>	<u>0.04</u>	<u>0.06</u>	<u>0.05</u>	<u>0.06</u>	<u>0.08</u>
G8	-0.00	0.01	0.01	<u>0.02</u>	<u>0.07</u>	<u>0.03</u>	<u>0.06</u>	<u>0.07</u>	<u>0.07</u>	<u>0.07</u>	<u>0.10</u>
G9	-0.00	0.01	<u>0.01</u>	<u>0.02</u>	<u>0.06</u>	<u>0.03</u>	<u>0.05</u>	<u>0.07</u>	<u>0.06</u>	<u>0.07</u>	<u>0.09</u>
G10	0.00	0.01	0.01	<u>0.02</u>	<u>0.07</u>	<u>0.03</u>	<u>0.05</u>	<u>0.07</u>	<u>0.06</u>	<u>0.07</u>	<u>0.09</u>
G11		0.00	0.01	<u>0.02</u>	<u>0.07</u>	<u>0.03</u>	<u>0.05</u>	<u>0.07</u>	<u>0.06</u>	<u>0.06</u>	<u>0.09</u>
G12	0.02		0.00	0.01	0.04	<u>0.02</u>	<u>0.04</u>	<u>0.04</u>	<u>0.05</u>	<u>0.05</u>	<u>0.07</u>
G13	0.05	0.01		0.01	<u>0.05</u>	<u>0.02</u>	<u>0.05</u>	<u>0.05</u>	<u>0.06</u>	<u>0.06</u>	<u>0.08</u>
S1	0.12	0.07	0.06		0.01	-0.00	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>	<u>0.04</u>	<u>0.04</u>	<u>0.06</u>
M1	<u>0.26</u>	0.16	<u>0.19</u>	0.08		0.00	0.01	0.03	<u>0.05</u>	<u>0.05</u>	<u>0.05</u>
M2	0.13	0.12	0.08	0.01	0.01		0.00	0.00	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>	<u>0.03</u>
M3	<u>0.20</u>	<u>0.22</u>	<u>0.21</u>	0.16	0.09	0.02		0.01	<u>0.02</u>	0.01	<u>0.04</u>
V1	<u>0.34</u>	<u>0.24</u>	<u>0.24</u>	0.17	<u>0.18</u>	0.02	0.13		<u>0.02</u>		<u>0.06</u>
V2	<u>0.34</u>	<u>0.35</u>	<u>0.37</u>	<u>0.32</u>	<u>0.32</u>	<u>0.19</u>	0.17	0.17		<u>0.02</u>	<u>0.06</u>
O1	<u>0.30</u>	<u>0.29</u>	<u>0.29</u>	<u>0.27</u>	<u>0.26</u>	<u>0.19</u>	0.06	0.10	<u>0.21</u>		<u>0.07</u>
E1	<u>0.39</u>	<u>0.38</u>	<u>0.38</u>	<u>0.33</u>	<u>0.28</u>	<u>0.22</u>	<u>0.25</u>	<u>0.34</u>	<u>0.41</u>	<u>0.36</u>	

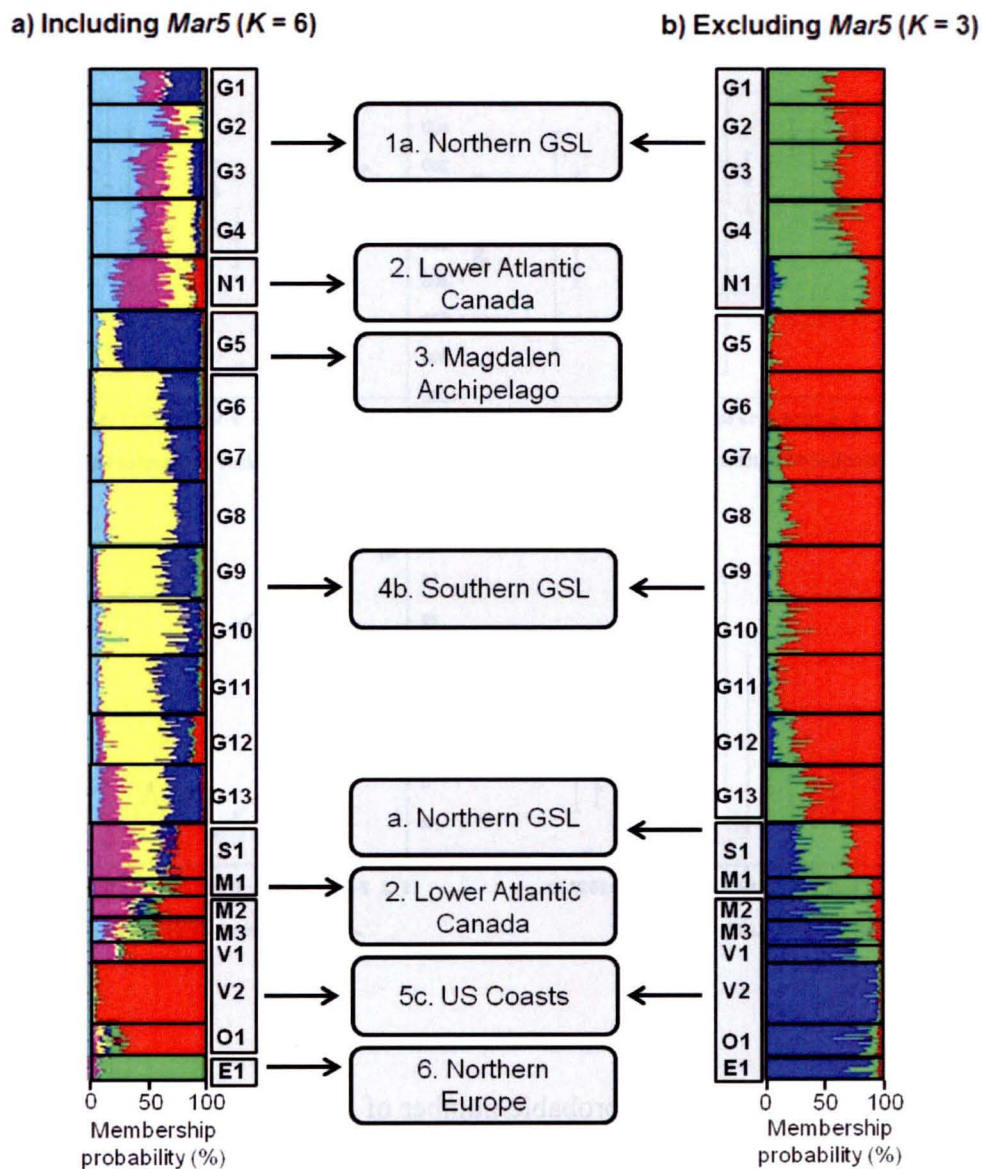


Figure 14 : Summary plots of the 604 *Mya arenaria* individual coefficients of membership to each inferred cluster obtained with the STRUCTURE software performed with a) six clusters ($K = 6$) and all seven loci (clusters 1 to 6 in Table 6) and with b) three clusters ($K = 3$) and six microsatellite markers (all but *Mar5*). Shade colors within each plot represent distinct clusters. Sites are labeled as in Table 2 while letters and numbers in cluster name boxes refer to membership probabilities in Table 6.

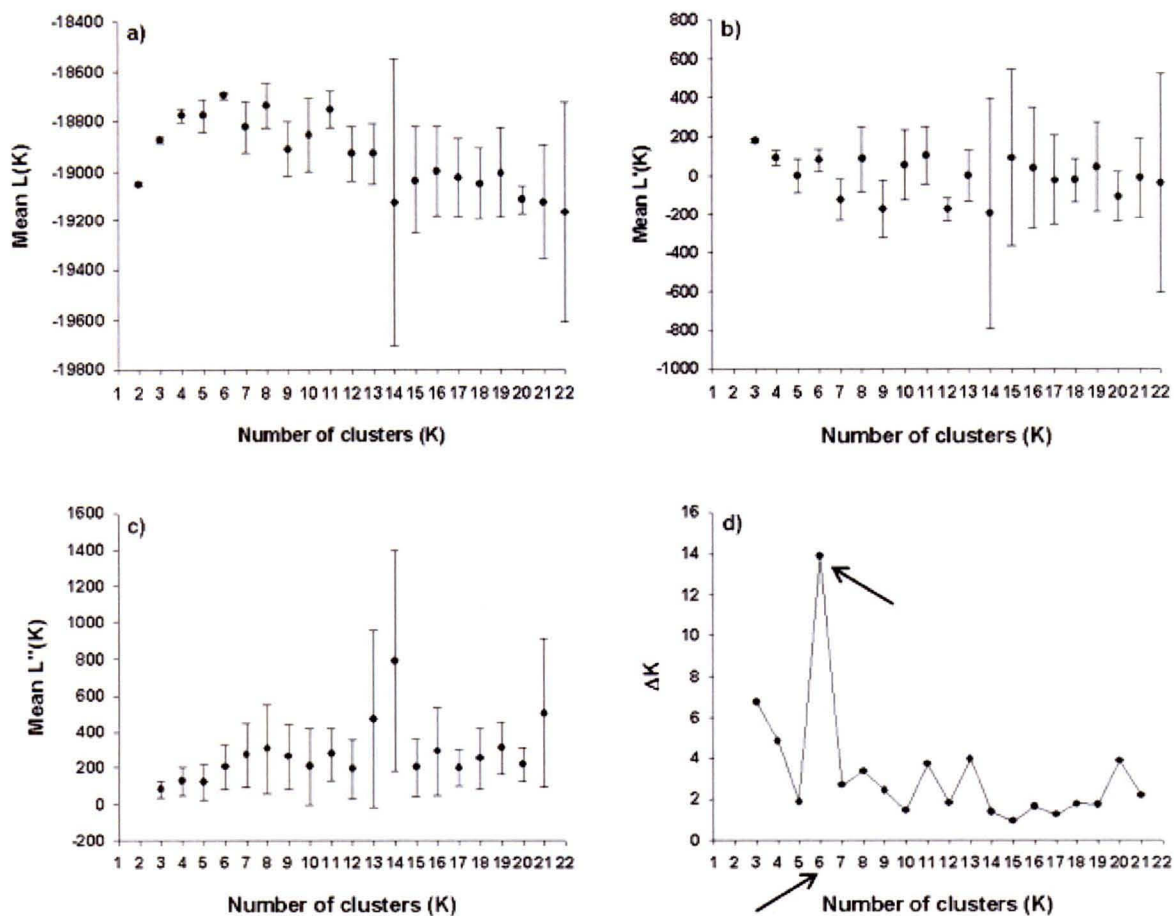


Figure 15 : Assessment of the most probable number of clusters (K) explaining the genetic structure of *Mya arenaria* individuals ($N = 604$) from 22 samples genotyped with seven microsatellite loci as detected with the ΔK graphical method developed by Evanno et al. (2005). a) Mean ($\pm SD$; $N = 4$) posterior probability data ; b) Mean rate ($\pm SD$; $N = 4$) of change of the likelihood distribution ; c) Mean ($\pm SD$; $N = 4$) absolute values of the second order rate of change of the likelihood distribution ; d) ΔK . Arrows point to the greatest value of ΔK and the most probable number of clusters ($K = 6$) explaining the genetic structure in the dataset.

Table 6 : Probabilities of membership as determined with STRUCTURE to each of the six clusters ($K = 6$) when the locus *Mar5* is included and to each of the three clusters ($K = 3$) when *Mar5* is excluded from analyses. The most probable cluster for each population is indicated in bold underlined font for both analyses.

Label – Sampling site	Probabilities of membership to each inferred cluster								
	Including <i>Mar5</i> ($K = 6$)						Excluding <i>Mar5</i> ($K = 3$)		
	1	2	3	4	5	6	a	b	c
G1 – Saguenay, Quebec	<u>0.44</u>	0.19	0.30	0.04	0.01	0.02	<u>0.50</u>	0.48	0.01
G2 – Baie de Métis, Quebec	<u>0.63</u>	0.14	0.03	0.19	0.00	0.02	<u>0.58</u>	0.41	0.01
G3 – Pointe-aux-Outardes, Quebec	<u>0.42</u>	0.25	0.10	0.22	0.01	0.01	<u>0.59</u>	0.40	0.02
G4 – Mingan, Quebec	<u>0.45</u>	0.21	0.05	0.25	0.03	0.02	<u>0.65</u>	0.34	0.01
N1 – Little Barasway Bay, Newfoundland	0.25	<u>0.42</u>	0.03	0.21	0.09	0.01	<u>0.74</u>	0.16	0.10
G5 – Havre-aux-Maisons, Quebec	0.08	0.02	<u>0.71</u>	0.16	0.02	0.02	0.04	<u>0.94</u>	0.02
G6 – Malpeque Bay, Prince Edward Island	0.04	0.01	0.32	<u>0.58</u>	0.02	0.02	0.03	<u>0.96</u>	0.02
G7 – Tabusintac, New Brunswick	0.11	0.02	0.26	<u>0.57</u>	0.03	0.01	0.11	<u>0.86</u>	0.04
G8 – Kouchibouguac, New Brunswick	0.15	0.03	0.23	<u>0.57</u>	0.01	0.01	0.18	<u>0.81</u>	0.01
G9 – St-Louis-de-Kent, New Brunswick	0.06	0.03	0.28	<u>0.56</u>	0.02	0.05	0.09	<u>0.87</u>	0.04
G10 – Richibucto, New Brunswick	0.10	0.03	0.17	<u>0.66</u>	0.02	0.02	0.19	<u>0.79</u>	0.02
G11 – Bouctouche, New Brunswick	0.09	0.02	0.35	<u>0.49</u>	0.03	0.03	0.07	<u>0.89</u>	0.04
G12 – Antigonish, Nova Scotia	0.08	0.07	0.18	<u>0.55</u>	0.09	0.03	0.16	<u>0.74</u>	0.10
G13 – Ingonish Harbour, Nova Scotia	0.11	0.17	0.30	<u>0.40</u>	0.02	0.01	0.35	<u>0.64</u>	0.01
S1 – Port-Mouton, Nova Scotia	0.02	<u>0.35</u>	0.13	0.23	0.27	0.01	<u>0.41</u>	0.29	0.30
M1 – St-John, New Brunswick	0.04	<u>0.43</u>	0.03	0.12	0.26	0.12	<u>0.52</u>	0.10	0.38
M2 – Pembroke, Maine	0.03	<u>0.32</u>	0.10	0.06	<u>0.40</u>	0.09	<u>0.45</u>	0.09	<u>0.46</u>
M3 – Barnstable, Massachusetts	0.14	0.10	0.03	0.14	<u>0.44</u>	0.15	0.25	0.08	<u>0.67</u>
V1 – Stony Brook, New York	0.03	0.21	0.01	0.03	<u>0.68</u>	0.03	0.23	0.03	<u>0.74</u>
V2 – Chesapeake Bay, Maryland	0.03	0.01	0.01	0.02	<u>0.93</u>	0.01	0.03	0.01	<u>0.96</u>
O1 – Newport, Oregon	0.04	0.04	0.05	0.06	<u>0.72</u>	0.09	0.11	0.04	<u>0.85</u>
E1 – Sylt, Germany	0.01	0.07	0.02	0.02	0.01	<u>0.87</u>	0.12	0.03	<u>0.85</u>

Isolation by distance

Pairwise $\Theta_{ST} (1 - \Theta_{ST})^{-1}$ and mean pairwise D_{EST} values obtained between the 20 CTNA samples showed a significant positive correlation with distance ($r^2 = 0.463$ and $r^2_S = 0.567$ respectively, both $P < 0.0001$) (Figure 16ab). The same results were observed when the dataset was partitioned according to only G and N samples ($r^2 = 0.307$, $P = 0.0006$ and $r^2_S = 0.303$, $P < 0.0001$ respectively) (Figure 16cd) and only S, M and V samples ($r^2 = 0.686$, $P = 0.0011$ and $r^2_S = 0.716$, $P < 0.0001$ respectively) (Figure 16ef).

Barriers to gene flow

The implementation of Monmonier's algorithm from the Delaunay triangulated connectivity network built with BARRIER v.2.2 showed that most probable barrier to gene flow was detected around the G5 sample (Figure 17a), while the second, third and fourth most probable barriers isolated the three southernmost samples, i.e. M3, V1 and V2 (Figure 17bcd). Finally, the fifth barrier to gene flow isolated the four northernmost GSL samples (G1-G4) (Figure 17e).

Positive selection

Removal of the *Mar5* locus from the analyses revealed its strong influence on the genetic population structure of *M. arenaria* in the CTNA. The clustering analysis carried out with STRUCTURE without *Mar5* genotypes resulted in only three genetic clusters ($K = 3$) instead of six (Table 6, Figures 14b and 18). In this scenario, the N1, S1 and M1 samples were clustered with G1-G4 in the northern Gulf of St. Lawrence, the G5 sample was clustered with G6-G13 in the southern Gulf of St. Lawrence while the sample E1 was clustered with M2-M3, V1-V2 and O1.

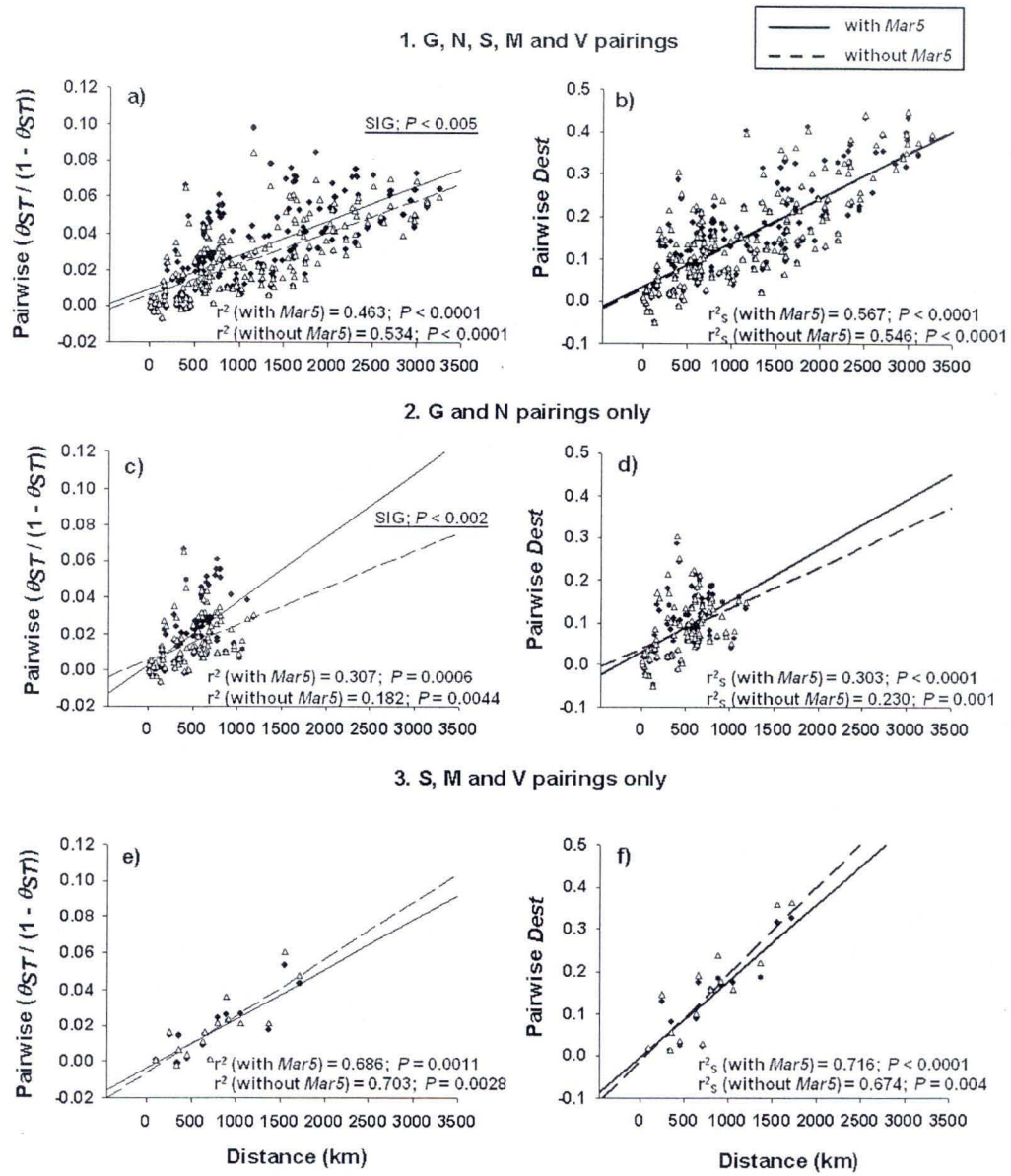


Figure 16 : Isolation by distance analyses performed with and without *Mar5* according to pairwise $\theta_{ST}(1 - \theta_{ST})^{-1}$ (Rousset 1997) and D_{EST} (Jost 2008) for three groups of samples : (1) G, N, S, M and V samples ($N = 20$) ; (2) G and N samples ($N = 14$) ; and (3) S, M and V samples ($N = 6$). Significant differences between slopes are marked with the underlined inscription « SIG » presented with the associated P -value.

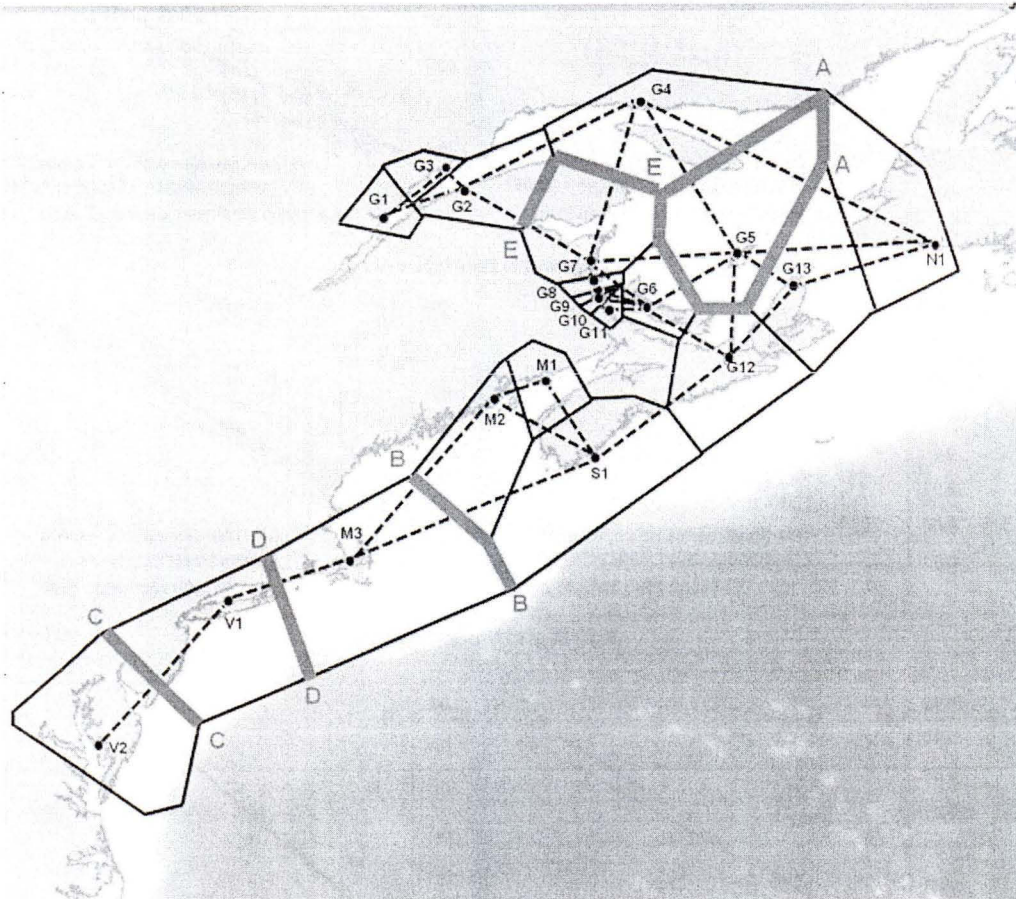


Figure 17 : Delaunay triangulated connectivity network of the 20 CTNA samples with Voronoi tessalations built with the BARRIER v.2.2 software. Grey lines represent the five most probable barriers to gene flow (decreasing probability from A to E) as detected with Monmonier's maximum difference algorithm from pairwise genetic distances (Nei 1978).

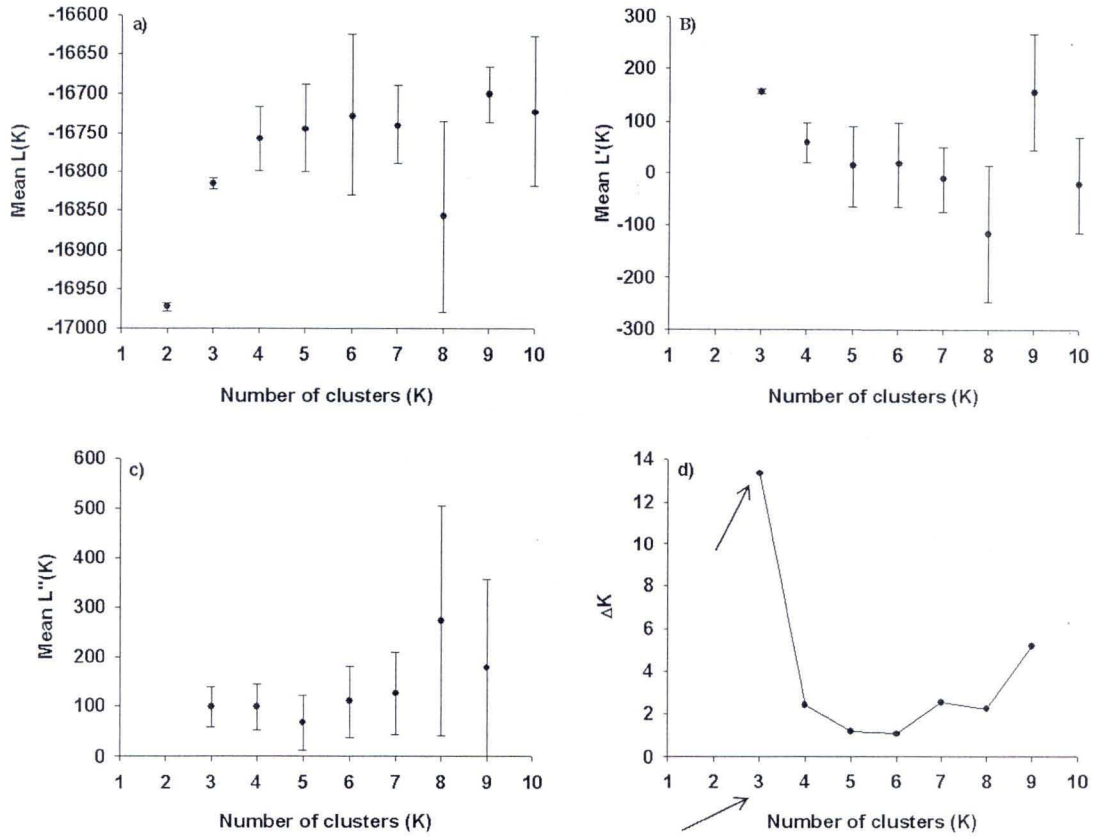


Figure 18 : Assessment of the most probable number of clusters (K) explaining the genetic structure of *Mya arenaria* individuals ($N = 604$) from 22 samples genotyped with six microsatellite loci (all but *Mar5*) as detected with the ΔK graphical method developed by Evanno et al. (2005). A) Mean ($\pm SD$; $N = 4$) posterior probability of data ; b) Mean rate ($\pm SD$; $N = 4$) of change of the likelihood distribution ; c) Mean ($\pm SD$; $N = 4$) absolute values of the second order rate of change of the likelihood distribution ; d) ΔK . Arrows point to the greatest value of ΔK and the most probable number of clusters ($K = 3$) explaining the genetic structure in the dataset.

Furthermore, the pairwise Θ_{ST} analysis performed without *Mar5* revealed that only 133 pairwise tests out of 231 (57.6%) were significantly different (Table 7) compared to 161 (69.7%) when *Mar5* was included (Table 5). A proportion of 41.9% of altered significant differences caused by the removal of *Mar5* occurred between northern and southern G samples. Exclusion of *Mar5* genotypes also significantly reduced the influence of distance on the isolation of samples in the northern CTNA (Paired *t* test, $t_{178} = 3.17$, $P < 0.002$) (Figure 16c) while it significantly increased in the whole CTNA range (Paired *t* test, $t_{376} = 2.99$, $P < 0.005$) (Figure 16a). Although genetic distance as a function of geographic distance increased in the southern range without *Mar5* (Figure 16e), slopes were not significantly different (Paired *t* test, $t_{26} = 0.39$, $P > 0.50$). Allelic distribution for *Mar5* showed a dominance of the 182 bp allele in the northern part of the G ecoregion (G1-G4) and in the N ecoregion (N1) and a dominance of the 170 bp allele in the southern part of the G ecoregion (G5-G13) (Figure 19). The frequencies of these alleles were more evenly distributed in the remaining sampled sites.

DISCUSSION

Spatial genetic structure

Regardless of which statistical approach was used and contrary to previous studies (Caporale et al. 1997, Lasota et al., 2004, Strasser and Barber 2009), the use of polymorphic microsatellite markers in this study clearly showed the existence of six spatially distinct genetic clusters of *M. arenaria* subpopulations, five of which were situated exclusively within the Cold Temperate Northwest Atlantic (CTNA) province (Figure 14a). Results show a much greater genetic structuring of *M. arenaria* than what was previously reported in the CTNA for other marine bivalve species, such as the Arctic surfclam *Mactromeris polynyma* (Cassista & Hart 2007) or to a lesser extent *Placopecten magellanicus* (Kenchington et al. 2006). Clusters detected with the STRUCTURE software will hereafter be named (1) Northern GSL (G1-G4), (2) Magdalen Archipelago (G5), (3) Southern GSL (G6-G13), (4) Lower Atlantic Canada (N1, S1 and M1), (5) US Coasts (M2-

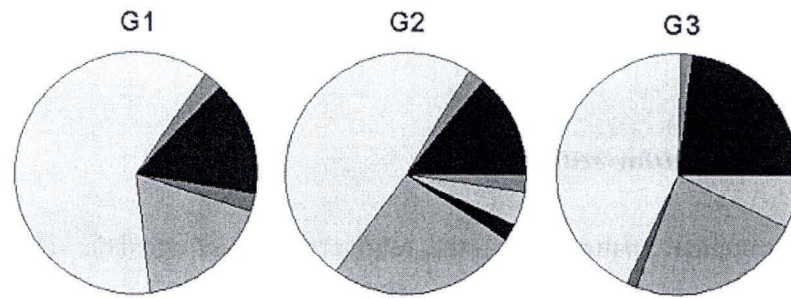
Table 7: Pairwise θ_{ST} values (above diagonal) and Jost's (2008) mean pairwise D_{EST} across loci (below diagonal) between 22 *Mya arenaria* samples using six microsatellite markers (all but *Mar5*). Significant values are indicated in underlined bold font.

	G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10
G1		0.01	0.01	0.02	0.03	<u>0.03</u>	<u>0.03</u>	0.02	<u>0.03</u>	0.02	<u>0.03</u>
G2	0.04		-0.00	-0.00	0.02	<u>0.04</u>	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01
G3	0.05	-0.01		-0.00	0.01	<u>0.04</u>	<u>0.02</u>	0.01	<u>0.01</u>	0.01	0.01
G4	0.10	0.01	-0.01		0.01	<u>0.04</u>	<u>0.02</u>	<u>0.01</u>	<u>0.01</u>	0.01	0.01
N1	0.15	0.08	0.05	0.05		<u>0.06</u>	<u>0.04</u>	<u>0.03</u>	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>	<u>0.03</u>
G5	0.15	0.19	<u>0.21</u>	<u>0.25</u>	<u>0.30</u>		<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>
G6	0.16	0.11	<u>0.14</u>	<u>0.13</u>	<u>0.22</u>	0.15		0.00	0.01	0.00	0.01
G7	0.12	0.10	0.08	0.09	<u>0.16</u>	0.13	0.04		0.00	0.00	0.00
G8	0.12	0.04	0.07	0.08	0.11	0.17	0.06	0.03		0.00	0.00
G9	0.13	0.05	0.06	0.07	0.15	0.11	0.05	-0.03	-0.00		0.00
G10	0.15	0.06	0.06	0.06	0.15	<u>0.21</u>	0.08	0.01	0.02	0.01	
G11	0.13	0.10	0.10	0.07	0.18	<u>0.10</u>	0.02	-0.05	0.02	-0.03	0.02
G12	0.15	0.07	0.08	0.07	0.13	<u>0.22</u>	-0.00	0.04	0.02	0.02	0.02
G13	0.11	0.06	0.06	0.08	0.10	<u>0.17</u>	0.07	0.07	0.07	0.07	0.06
S1	0.15	0.13	0.08	0.08	0.04	<u>0.24</u>	0.14	0.10	0.12	0.10	0.12
M1	<u>0.30</u>	<u>0.21</u>	0.15	0.11	0.09	<u>0.39</u>	<u>0.30</u>	<u>0.25</u>	<u>0.24</u>	0.19	<u>0.19</u>
M2	<u>0.17</u>	<u>0.14</u>	0.09	0.06	0.02	<u>0.22</u>	<u>0.23</u>	<u>0.12</u>	<u>0.17</u>	0.11	<u>0.14</u>
M3	<u>0.24</u>	0.16	0.14	0.13	0.15	<u>0.34</u>	<u>0.27</u>	0.12	<u>0.24</u>	<u>0.20</u>	<u>0.20</u>
V1	<u>0.29</u>	<u>0.26</u>	<u>0.24</u>	<u>0.23</u>	<u>0.22</u>	<u>0.40</u>	<u>0.31</u>	<u>0.30</u>	<u>0.32</u>	<u>0.30</u>	<u>0.33</u>
V2	<u>0.38</u>	<u>0.34</u>	<u>0.35</u>	<u>0.32</u>	<u>0.35</u>	<u>0.43</u>	<u>0.39</u>	<u>0.32</u>	<u>0.43</u>	<u>0.38</u>	<u>0.40</u>
O1	<u>0.33</u>	<u>0.29</u>	<u>0.31</u>	<u>0.26</u>	<u>0.36</u>	<u>0.35</u>	<u>0.30</u>	<u>0.27</u>	<u>0.33</u>	<u>0.30</u>	<u>0.32</u>
E1	<u>0.39</u>	<u>0.45</u>	<u>0.39</u>	<u>0.37</u>	<u>0.38</u>	<u>0.47</u>	<u>0.38</u>	<u>0.36</u>	<u>0.45</u>	<u>0.41</u>	<u>0.40</u>

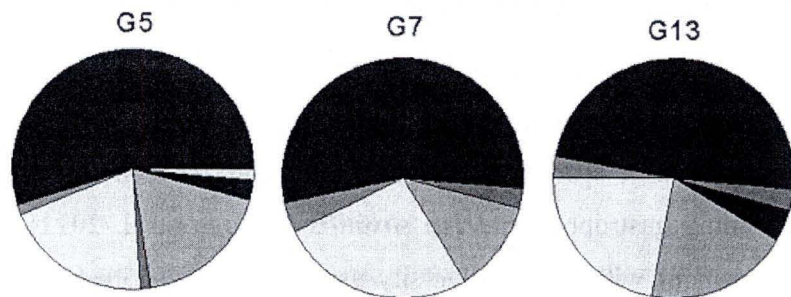
Table 7 : *continued*

	<u>G11</u>	<u>G12</u>	<u>G13</u>	<u>S1</u>	<u>M1</u>	<u>M2</u>	<u>M3</u>	<u>V1</u>	<u>V2</u>	<u>O1</u>	<u>E1</u>
G1	0.03	0.03	0.02	0.03	0.05	0.02	0.03	0.05	0.06	0.06	0.08
G2	0.01	0.01	0.01	0.02	0.05	0.02	0.03	0.05	0.05	0.06	0.09
G3	0.02	0.01	0.01	0.01	0.03	0.01	0.03	0.04	0.05	0.06	0.07
G4	0.01	0.01	0.01	0.01	0.03	0.01	0.03	0.04	0.04	0.05	0.07
N1	0.04	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.03	0.04	0.06	0.07	0.08
G5	0.02	0.03	0.03	0.04	0.08	0.04	0.06	0.06	0.06	0.06	0.09
G6	0.00	-0.00	0.01	0.02	0.06	0.03	0.05	0.05	0.05	0.05	0.08
G7	-0.01	0.00	0.01	0.01	0.05	0.01	0.03	0.04	0.04	0.04	0.07
G8	0.00	0.01	0.01	0.02	0.05	0.03	0.05	0.05	0.06	0.06	0.09
G9	-0.00	0.00	0.01	0.01	0.04	0.02	0.04	0.05	0.05	0.05	0.08
G10	0.00	0.00	0.01	0.02	0.05	0.02	0.04	0.05	0.05	0.06	0.08
G11		0.00	0.01	0.02	0.06	0.02	0.04	0.05	0.05	0.05	0.08
G12	0.02		0.00	0.01	0.03	0.01	0.04	0.03	0.04	0.05	0.07
G13	0.06	0.02		0.01	0.03	0.01	0.04	0.04	0.06	0.05	0.08
S1	0.13	0.07	0.06		0.01	-0.00	0.02	0.02	0.05	0.04	0.06
M1	0.24	0.14	0.16	0.05		0.00	0.01	0.03	0.06	0.06	0.06
M2	0.12	0.12	0.06	0.01	0.02		0.00	0.00	0.02	0.03	0.03
M3	0.19	0.23	0.21	0.16	0.10	0.03		0.02	0.02	0.01	0.04
V1	0.32	0.24	0.21	0.16	0.24	0.03	0.15		0.02	0.01	0.06
V2	0.34	0.35	0.37	0.32	0.32	0.19	0.17	0.17		0.03	0.06
O1	0.28	0.30	0.28	0.28	0.32	0.23	0.07	0.12	0.24		0.08
E1	0.39	0.39	0.37	0.34	0.32	0.24	0.25	0.39	0.46	0.40	

a) Northern Gulf of St. Lawrence



b) Southern Gulf of St. Lawrence



c) American Atlantic Coast

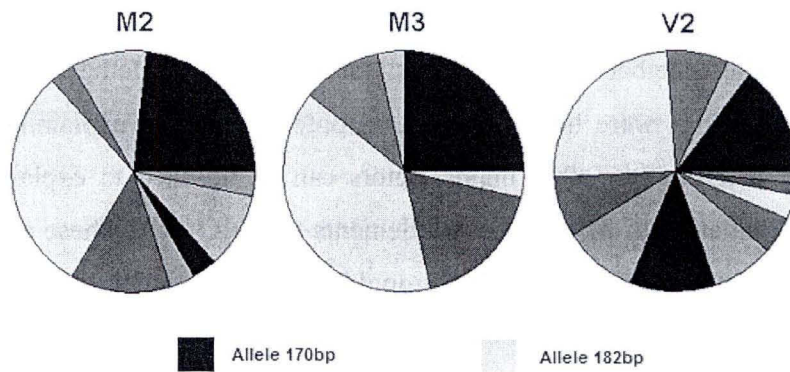


Figure 19 : Relative frequencies of the 182 (light gray) and 170 bp (black) *Mar5* alleles found in three random sampling sites of the a) Northern GSL, b) Southern GSL / Magdalen Archipelago, and c) US Coasts clusters. Relative frequencies of remaining *Mar5* alleles are represented by the other incrementing gray colors.

M3, V1-V2 and O1), and (6) Northern Europe (E1). The validity of these clusters was independently supported by pairwise Θ_{ST} (Table 5) and landscape genetic analyses (Figure 17).

Genetic relevance of marine ecoregions

The geographical patterns of the abovementioned genetic clusters are not synonymous with those delimiting biogeographic marine ecoregions (Spalding et al. 2007) given the fact that the Lower Atlantic Canada and US Coasts clusters each cover three distinct ecoregions (Figure 11). Another important discrepancy was observed at the level of the G ecoregion which is comprised of three distinct genetic clusters: Northern GSL, Southern GSL and Magdalen Archipelago. Similar conclusions of discrepancies between genetic structure and marine ecoregions could be made with other mollusc species like, for example, the brooding gastropod *Littorina saxatilis* (Panova et al. 2011). However, our results are in agreement with the biodiversity assemblages described for this ecoregion which follow the same geographical patterns as described above, especially for the northern and southern regions of G (Chabot et al. 2007, DFO 2009, Archambault et al. 2010).

Since the difference between age classes (see Material and Methods) and the marine ecoregion classifications were both ruled out as potential factors explaining the genetic variation in our dataset, four other major factors can be invoked to explain the genetic population differentiation of *M. arenaria* settlements in the CTNA. These are enumerated here in what seems to be the most likely chronological order of their historical impact on the current state of population structure: (1) northward post-glacial expansion range, (2) differentiation of sampling sites due to the geographical distance, (3) marine landscaping limiting or facilitating larval dispersal and gene flow between settlements, and (4) variable selection pressures and subsequent maintenance of spatially distinct genotypes potentially due to environmental heterogeneity within the study area.

Post-glacial expansion range

One could argue that the sample showing the highest number of private alleles (V2) should be considered older than the others and thus a source population from which neighbouring settlements likely originated through a source-sink post-glacial colonization scenario (Maggs et al. 2008, Vuilleumier et al. 2010). In these scenarios, geographic regions characterized with relatively high allelic richness are associated with ancient glacial refugia where surviving populations were maintained outside of the ice sheet cover areas (Maggs et al. 2008, Kenchington et al. 2009). Since V2 also represents the most southerly site included in the US Coasts cluster, the colonization was probably achieved incrementally in a northward fashion following the disappearance of the Laurentide ice sheet present over Atlantic Canada and most of the northern United States during the end of the Pleistocene (Dyke & Prest 1987). This would explain the observed northward latitudinal decrease of allelic richness (Fig. 3) and suggest a southern refugia during the Last Glacial Maximum, which is also in agreement with preliminary identification reports suggesting the relative absence of *M. arenaria* shells in Holocene shell deposits along the north shore of the St. Lawrence estuary (Bernatchez et al. 1999, A. Martel, pers comm). A northward expansion trend was also observed in other marine organisms (Wares & Cunningham 2001, Young et al. 2002, Zuccarello & West 2003, Baker et al. 2008; Kenchington et al. 2009, Santos et al. 2012). However, the opposite southward trend was observed for both the ocean quahog *Arctica islandica* (Dahlgren et al. 2000) and the cockle *Cerastoderma edule* (Krakau et al. 2012) suggesting a rather northern refugia for these species during the Last Glacial Maximum.

Since results suggest that the northern distribution of *M. arenaria* was the most recently colonized, one could find it surprising to observe up to four distinct genetic clusters in Atlantic Canada alone. However, it seems that the Gulf of St. Lawrence region was characterized by the presence of local ice caps around 18 000 years ago which may have contributed to *M. arenaria* invading different locations at separate occasions (Dyke & Prest 1987). Additionally, when the candidate marker to positive selection *Mar5* is

excluded from analyses, only two genetic clusters remain. The extent at which *M. arenaria* populations are structured at neutral markers in the northwestern Atlantic is thus similar to that of other marine bivalves that readily expanded in the northern Atlantic during the « *Late Glacial Maximum* » (e.g. Santos et al. 2012).

Sea-surface currents that modulated larval dispersal during this geological phenomenon differed from those prevailing today (Paul & Schäfer-Neth 2003, Kenchington et al. 2009) and might then have been favourable to a northward range expansion for *M. arenaria*. However, a southward direction of post-glacial colonization was suggested for *A. islandica* despite evidence for dispersal occurring predominantly from the western Atlantic to the eastern Atlantic (Dahlgren et al. 2000). One should thus be careful when solely using contemporary current patterns to explain the population structure of broadcast-spawning bivalves and should attribute a great importance to the colonization history of the species through geological time (Wares 2002). In this context, contemporary currents are rather associated as important barriers to gene flow, useful in explaining how the genetic integrity of clusters is maintained across generations.

Isolation by distance

Geographic distance between *M. arenaria* samples influences the degree of genetic differentiation at various spatial scales, including both northern and southern ranges of the CTNA as well as the CTNA as a whole (Figure 16). Distance separating the S, M and V samples explains between 69 and 72% of the genetic variation (Figure 16ef). This strong isolation along the US Coasts cluster is most likely responsible for driving the isolation observed in the CTNA. Interestingly, the US Coasts is the only cluster found within a very wide geographical range of approximately 1450 km (distance between M2 and V2, Figure 11) and includes both M and V ecoregions. An increasing southward cline in membership probabilities (difference of 53%) to the cluster is however clearly observed between samples at both geographical extremes of the cluster, i.e. M2 and V2 (Table 6) which also

show significantly different allelic frequencies (Pairwise $\Theta_{ST} = 0.0173$; $P = 0.0002$) (Table 5).

These patterns of isolation by distance imply that gene flow between the more geographically separated samples of the US Coasts cluster was accomplished incrementally over several generations through accumulated colonization events. Such results are also consistent with a mean dispersal range of 35 km for *M. arenaria* larvae (as reviewed by Shanks 2009) and the observed barriers to gene flow (Figure 17). The O1 sample is closely related to all other US Coasts samples (Table 5, Figure 14a) despite the significant distance separating them, which is consistent with the fact that clams were introduced onto the western American coast sometime during the last 150-400 years from Northwestern Atlantic stocks (Powers et al. 2006, Strasser and Barber 2009).

On the other hand, the northern part of the CTNA sampling range (G and N ecoregions) was scattered across a smaller area with a maximal geographical distance of approximately 1100 km between G1 and G12 (Figure 11). Despite being smaller, this area is comprised of two genetic clusters when the potentially selected *Mar5* is not considered (Figure 14b) and up to four clusters when it is indeed considered (Figure 14a). Distance between settlements was significantly correlated with transformed pairwise Θ_{ST} values but only explains between 30 and 31% of the genetic variation (Figure 16cd). This implies that the *M. arenaria* population structure in northern CTNA and in the G ecoregion is more genetically heterogeneous than in the south. Clustering of the more northerly samples should thus be the consequence of differential spatial distribution of a smaller number of alleles (relatively to southern CTNA) maintained by both selective effects and possibly lower rates of gene flow between settlements (Figure 17ae).

Both pairwise Θ_{ST} and D_{EST} statistics produced similar results as dependent variables for isolation by distance analyses (Figure 16). As expected, pairwise D_{EST} values were greater than pairwise Θ_{ST} values (Table 5). Even if Θ_{ST} is usually considered valuable to infer population genetic structure, it can underestimate population differentiation due to the

high mutation rate associated with highly polymorphic microsatellite loci which tend to increase heterozygosities and lower Θ_{ST} values (Hedrick 2005, Jost 2008). However, structure patterns based on the 95% confidence intervals of the pairwise D_{EST} distribution was more conservative than those observed using the pairwise Θ_{ST} approach (Table 5) (see Table 2 in Schunter et al. 2011 for similar findings). This may be due to the fact that D_{EST} is not a statistic meant to test for the null hypothesis of no significant differentiation between two samples, rather representing an actual relative measure of genetic differentiation between two samples independent from Nei's (1978) gene diversity statistics.

Barriers to gene flow

Three out of the five most probable barriers to gene flow detected from Monmonier's algorithm (Figure 17bcd) were observed between samples included in the US Coasts cluster, suggesting that gene flow between settlements in southern CTNA most likely follows a linear stepping-stone model (Kimura & Weiss 1964). A break in surface currents around Cape Cod, Massachusetts (e.g. Wares 2002, Strasser and Barber 2009) is likely to explain the presence of Barrier B. Site-dependent physical factors such as major sea-surface or local currents, coastal topography and the presence of density fronts impeding water masses from mixing can significantly modulate gene flow by shaping dispersal pathways and allowing or prohibiting the transport of larvae from one site to another. A good example is the coastal sea surface current that primarily flows southward from the Grand Banks of Newfoundland to Cape Hatteras, North Carolina, where it is cut off by the Gulf Stream (e.g. Pietrafesa et al. 1994, Shearman and Lentz 2010). These southward currents may have contributed to the historical maintenance of some of the more southerly clam settlements and may also have limited the historical northward spread of the species (Wares 2002).

In our dataset, V2 had the highest number of private alleles and the highest mean allelic richness based on 10 genotyped individuals (Table 2, Figures 13 and 17c). The area covered by the Chesapeake Bay is semi-sheltered from all other US Coasts settlements

which could explain the presence of Barrier C favourable to larval retention processes and the fixation of rare alleles arising from mutations (Slatkin 1985).

In the vicinity of the G ecoregion, the barriers to gene flow shaping the Northern GSL, Magdalen Archipelago and Southern GSL clusters are not as straightforward as predicted above for US Coasts, mainly because of the more complex landscape and physical characteristics of the Gulf of St. Lawrence estuarine system. Surface water circulation in the St. Lawrence Estuary (SLE) is mainly characterized by an outflow of fresh St. Lawrence River water along the southern shore which generates the Gaspe Current (Sheng 2001, Gan et al. 2004). While a small part of the latter runs into the Magdalen Shallows, a more important volume is flushed directly into the Atlantic Ocean through the Cabot Strait following the Laurentian Channel (Sheng 2001, Gan et al. 2004), partly explaining the presence of Barrier E (Figure 17e). Limited gene flow occurring between northern and southern G settlements is thus more likely to be achieved in a southward fashion as most water being transported into the SLE is situated very deep below the zone where primary production is optimal and where developing larvae thrive (i.e. photic zone).

Terrestrial boundaries and barriers (e.g. Newfoundland, Prince Edward Island, Nova Scotia) also limit gene flow between most of the Canadian and American settlements. Several samples included in the Southern GSL cluster were sampled in enclosed bays and lagoons protected by prominent sand dunes or terrestrial peninsulas with restricted (e.g. G7-G9) and semi-restricted openings (e.g. G6 and G10-G11) to the open sea. These might significantly diminish the ability of pelagic larvae to travel across clusters. Barrier effects to gene flow can often be caused by the presence of fjords (e.g. Suneetha and Naevdal 2001, Skold et al. 2003). However, *M. arenaria* individuals sampled in the Saguenay Fjord (G1) were not different from those sampled in the neighbouring estuary (G2-G4). This lack of differentiation was also observed for other species, including bottom fishes and crustaceans analyzed with microsatellite and allozyme loci (Sevigny et al. 2009). Interestingly, the Magdalen Archipelago sample (G5) was significantly differentiated from all samples included in the Southern GSL cluster and represent the most significant barrier to gene flow

in the analyzed dataset (Figure 17a). However, G5 is clustered with the rest of the southern GSL cluster when *Mar5* is not taken into account, which suggests that differentiation of this cluster is due to selection rather than geographical seclusion.

Positive selection

Exclusion of *Mar5* genotypes from analyses clearly shows the influence of this locus on the genetic structuring of *M. arenaria* settlements throughout the CTNA. This is especially true for the clustering analysis that fuses the Magdalen Archipelago and Southern GSL clusters and fuses the Lower Atlantic Canada and Northern GSL clusters (Figure 14b). Removal of *Mar5* also resulted in 28 fewer significant pairwise Θ_{ST} tests, mostly between northern and southern GSL samples (Table 7). *Mar5* also influenced isolation by distance which significantly decreased in the G and N ecoregions (although still significantly different) (Figure 16c) but significantly increased in the CTNA as a whole (Figure 16a). While the latter shows the importance of geographical isolation in the southern range of the CTNA (see above), the former suggests that selective effects may potentially be responsible for a portion of the genetic differentiation of northern settlements.

Region-specific allelic distributions show that the 182 bp allele dominated in the Northern GSL cluster while the 170 bp allele dominated in both Magdalen Archipelago and Southern GSL clusters (Figure 19). The major discrepancy between both group locations is the sea surface temperature (SST). Summer SST within the GSL ecoregion averages 8-12°C in the St. Lawrence Estuary (Vézina et al. 1995) and over 25°C in the shallow bays and lagoons of the southern GSL (Lachance et al. 2008). Strong salinity gradients in the G ecoregion are also present since the SLE represents one of the largest discharge of fresh water in the world (Dai & Trenberth 2002).

Differentiation originating from environmental variables causing selection can sometimes be detected if microsatellites or other presumably neutral loci are linked to the

locus on which selection is acting (e.g. Larsson et al. 2007, Westgaard & Fevolden 2007). Allelic diversity in several species of marine invertebrates has been shown to covary with environmental factors, including latitudinal SST gradients (e.g. Elderkin & Klerks 2001, Kenchington et al. 2006), salinity gradients (e.g. Michinina & Rebordinos 1997, Camilli et al. 2001) and even levels of intertidal desiccation (e.g. Schmidt et al. 2000, Schmidt & Rand 2001).

The environmental factors described above are likely to influence larval and juvenile clams during two critical periods. The first of these periods is during their pelagic larval development, i.e. immediately before reaching competency. Lutz & Jablonski (1978) showed that size at metamorphosis of developing *M. arenaria* pediveligers in the water column was inversely correlated with water temperature, most likely due to high metabolism rates at higher temperatures. The second critical period of development susceptible of being influenced by selective processes is during the competency period which includes habitat exploration, delayed metamorphosis, settlement and other various post-settlement events. For example, several studies investigating the role of selection in the recruitment processes of the acorn barnacle (*Semibalanus balanoides*) found that survival rates of different genotypes were contingent upon the habitat encountered in the few days immediately following settlement (Schmidt et al. 2000, Schmidt & Rand 2001, Drouin et al. 2002, Schmidt et al. 2008). Larvae should have optimal survival rates at their birth location, whereas incoming larvae from broodstock adapted to a different set of environmental conditions are likely to be at a disadvantage, following a resident preemption dynamic (Vuilleumier et al. 2010). These selection processes can lead to the isolation of favoured genotypes and increase population structuring.

CONCLUSION

This study showed the presence of six spatially defined genetic clusters of *M. arenaria* settlements across seven distinct marine ecoregions. Selection processes and geographical barriers to gene flow are suggested to play a more important role in the

northern range of the CTNA whereas geographical distance mainly dictates the intensity of genetic differentiation in the southern range of the CTNA. It is thus important to consider both processes (selection and gene flow) together with the post-glacial colonization history when examining the genetic structure of *M. arenaria*. The examination of multi-locus patterns of genetic variation at large geographical scales carried out in this study will provide an interesting framework for future smaller-scale connectivity and recruitment studies.

ACKNOWLEDGEMENTS

Authors wish to thank the following people for their much appreciated help in the field and in the lab: Éric Parent, Éric Tremblay, Léophane Leblanc, Firmin Leblanc, Gilles Miron, Julie Quimper, Alexandra Valentin, Philippe Galipeau, Chantale Daigle, Carole Degrâce, Andre Siah, Patrice Pelletier, the Kouchibouguac, Kejimikujik and Cape Breton Highlands National Parks and the Atlantic Veterinary College. Authors would also like to thank all anonymous reviewers who commented on earlier drafts of the manuscript. This study was funded by the Aquaculture Collaborative Research and Development Program (ACRDP), the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Réseau Aquaculture du Québec (RAQ) grants to P. St-Onge, J.M. Sévigny and R. Tremblay.

CHAPITRE 3
MOLECULAR TOOLS TO TRACK LARVAL ONTOGENY OF A PARTIALLY
SPAWNING MARINE BIVALVE: WHAT CAN WE LEARN ABOUT
RECRUITMENT?

Ce troisième article, intitulé « *Molecular tools to track larval ontogeny of a partially spawning marine bivalve: what can we learn about recruitment?* », fut corédigé par moi-même et les professeurs Réjean Tremblay (ISMER-UQAR) et Jean-Marie Sévigny (MPO-IML/ISMER-UQAR). Il sera prochainement soumis pour publication aux éditeurs de la revue *Ecology*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut de fournir l'idée originale, l'essentiel de la recherche sur l'état de l'art, le développement de la méthode, l'exécution des tests de performance et la rédaction de l'article. Les professeurs Réjean Tremblay et Jean-Marie Sévigny, respectivement deuxième et troisième auteurs, ont également contribué au développement de l'idée originale et ont aidé à la révision de l'article. Une version préliminaire de cet article a été présentée sous forme de communication scientifique à la conférence *10th Larval Biology Symposium* à Berkeley, CA (États-Unis) en juillet 2012 ainsi que sous forme d'affiche scientifique lors de l'école spécialisée en évolution de l'Université de Sao Paulo, SP (Brésil) nommée *Sao Paulo School of Advanced Sciences – Evolution* à Ilhabela, SP (Brésil) en août 2012 et de la *Réunion annuelle du réseau Ressources Aquatiques du Québec* en septembre 2012 à l'Aquarium de Québec, Qc. (Canada).

3.1 RÉSUMÉ

Pour la première fois, la diversité génétique au cours de l'ontogenèse fut estimée chez un bivalve marin effectuant des pontes partielles en utilisant des marqueurs microsatellites. Nous émettons ici l'hypothèse que les populations du pondéur partiel *Mya arenaria* peuvent engendrer un groupe final de recrues génétiquement similaire à leur population mère en produisant séquentiellement plusieurs groupes de larves génétiquement distincts au cours d'un même cycle de reproduction. Ce phénomène pourrait alors annuler les effets de la théorie écologique bien documentée de la « Loterie du Succès Reproducteur » (SRS) et expliquer l'absence de différenciation génétique temporelle entre classes d'âge préalablement rapportée pour cette espèce. Les larves et les post-larves furent suivies et recueillies pendant 13 semaines consécutives lors d'un cycle complet de reproduction. Chaque individu échantillonné ($n = 218$) a été identifié selon son stade ontogénique (jeunes véligères, vieille véligère, post-larves), génotypé chez sept loci microsatellites et comparé avec des groupes références d'adultes ($n = 270$). Alors que la statistique Θ_{ST} globale indiquait une structure génétique significative, les valeurs des Θ_{ST} par paire d'échantillons n'étaient pas statistiquement différentes de zéro. De plus, aucune diminution dans les indices de diversité génétique n'a été détectée dans les échantillons de larves et de post-larves comparativement aux adultes. Bien que de tels résultats suggèrent normalement l'absence de SRS, un examen plus approfondi du niveau de parenté au sein et entre les échantillons larvaires et post-larvaires a plutôt démontré le contraire. Les individus appartenant au premier échantillon de jeunes véligères (E1) et aux deux derniers échantillons post-larvaires (P8 et P10) ont démontré un niveau d'agrégation familiale plus élevé que prévu par le hasard avec cinq relations de même fratrie et 49 relations de demi-fratrie. L'échantillon E1 était également plus apparenté que prédit par le hasard à plus de 80% des autres échantillons, suggérant que cet échantillon fut celui qui a contribué le plus au succès de recrutement. Cette étude est la première qui démontre des preuves directes de rétention larvaire et d'agrégation familiale chez un bivalve marin et souligne l'importance d'utiliser conjointement les statistiques de différenciation et de parenté génétique.

3.2 MOLECULAR TOOLS TO TRACK LARVAL ONTOGENY OF A PARTIALLY SPAWNING MARINE BIVALVE: WHAT CAN WE LEARN ABOUT RECRUITMENT?

Philippe St-Onge^{1*}, Réjean Tremblay¹ and Jean-Marie Sévigny²

¹Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, 310 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada G5L 3A1

²Pêches et Océans Canada, Institut Maurice-Lamontagne, 850 Route de la Mer, Mont-Joli, QC, Canada, G5H 3Z4

Soumis pour publication en octobre 2013

ABSTRACT

For the first time, genetic diversity throughout larval ontogeny was estimated in a partially spawning marine bivalve using microsatellite markers in order to shed light on the mechanisms regulating recruitment. It is postulated here that breeding populations of the partial broadcast-spawner *Mya arenaria* can produce recruits that are genetically similar to the surrounding adult population by bringing into being several distinct pools of larvae spawned sequentially over the entire reproduction cycle. This phenomenon could therefore explain the lack of temporal genetic differentiation among year classes previously observed in this species. Larvae and post-larvae were thus monitored and collected over 13 consecutive weeks during an entire reproductive cycle. Each sampled individual ($n = 218$) was separated according to its level of ontogeny (early veligers, late veligers, post-larvae) and then genotyped at seven microsatellite loci to compare with adult reference samples ($n = 270$). While the global Θ_{ST} indicated significant structure, pairwise Θ_{ST} values did not reveal any difference between samples. In addition, no reduction in gene diversity was detected in larval and post-larval samples relatively to adults. Although such results would normally suggest the absence of SRS, the level of relatedness within and among larval and post-larval samples exposed overwhelming evidence for temporal variation in reproductive success. Individuals belonging to the first sample of early veligers (E1) and the last two samples of post-larvae (P8 and P10) were found to be more kin-aggregated than randomly expected with E1 showing five full-sib and 49 half-sib dyads. The E1 sample was also found to be more related than randomly expected to more than 80% of all other samples, suggesting it was the most successful sample to survive recruitment. This study is the first to show direct evidence for larval retention and kin-aggregation in a marine bivalve and underlines the importance of using both differentiation and relatedness statistics in the evaluation of fine-scale genetic structure and recruitment processes.

INTRODUCTION

Understanding the mechanisms regulating recruitment of broadcast-spawning marine benthic invertebrate populations has posed a difficult challenge to ecologists for many years, mostly because of the difficulty associated with the small microscopic size of larvae. As more technological advances are made (Hauser & Seeb 2008), one of the most promising avenues to tackle such ecological issues lies in the use of molecular tools (Selkoe et al. 2006, Hedgecock et al. 2007a, Hedgecock 2010). While these tools have been classically used in large-scale genetic population studies, relatively fewer studies have been carried out at smaller geographical and temporal scales.

A large number of studies have reported the presence of fine-scale genetic structure within large-scale homogenous clusters, mostly owing to temporal genetic heterogeneity among recruits of different year-classes (e.g. Johnson & Black 1982, 1984, David et al. 1997b, Varela et al. 2009). These findings are consistent with the basic principles of a well-documented ecological theory called *Sweepstakes Reproductive Success* (hereafter SRS) (Hedgecock 1982, 1994, Hedgecock & Pudovkin 2011). The SRS theory hypothesizes that long-lived marine animals producing large numbers of offspring have extremely large variances in individual reproductive success leading to the appearance of “chaotic” patterns of genetic patchiness among annual cohorts of recruits. Successful individuals surviving recruitment are thus suggested to be issued from a small fraction of the total adult breeding population that randomly or actively matched their reproductive activity with optimal oceanographic conditions allowing for gonad development until release, survival of pelagic larvae and proper larval development from birth to recruitment (Li & Hedgecock 1998, Hedgecock et al. 2007ab, Hedgecock & Pudovkin 2011).

In a recent literature review, Hedgecock & Pudovkin (2011) suggested SRS to be the main factor driving the genetic patterns of recruitment for highly fecund and long-lived marine organisms. However, several studies involving benthic organisms came to contradictive conclusions by showing no or very low genetic differentiation between annual cohorts of recruits originating from the same location (e.g. Flowers et al. 2002, Cassista &

Hart 2007, Calderon et al. 2009, Taris et al. 2009, Domingues et al. 2011, St-Onge et al. 2013). Although these contradictory results may be caused by numerous factors, notable differences in spawning and gamete release strategies adopted among benthic marine invertebrates may be playing an important role.

Strategies of gamete release can usually be assessed by monitoring gonad masses or by histology (e.g. Brousseau 1978b, 1987, Roseberry et al. 1991, Himmelman et al. 2008, Cardoso et al. 2009, Enriquez-Diaz et al. 2009). For example a *Massive Synchronized Spawning* (MSS) event corresponds to when breeders in a population synchronously release entire gonadic contents. Many authors have argued that MSS should be the most commonly encountered strategy in externally fertilizing and broadcast-spawning marine invertebrates to increase the probability of fertilization success hindered by rapid diffusion rates and limited life span of gametes in the water column (Levitan 1995, Levitan & Petersen 1995, Morgan 1995, Yund 2000, Himmelman et al. 2008, Mercier & Hamel 2010). However, such obstacles to fertilization can be overcome if individuals spawn in dense aggregated patches or in very large populations (Levitan 1995, Levitan & Young 1995, Marshall 2002, Gaudette et al. 2006), thus resulting in a wide array of gamete release strategies that depend less on gamete concentration and that vary among species, locations, habitats and environmental conditions (e.g. Lauzon-Guay & Scheibling 2007, Cardoso et al. 2009, Simon & Levitan 2011).

One of these derived strategies is the *Partial Synchronized Spawning* (PSS) strategy, corresponding to the synchronous release of only a fraction of the gonadic contents. PSS events are repeated throughout the reproductive cycle until gonads are completely depleted, redeveloped or resorbed (e.g. Barber et al. 2005, Cardoso et al. 2009). Some species are mostly characterized as PSS strategists (e.g. Cledon et al. 2004, Barber et al. 2005, Cardoso et al. 2009) which suggests that in some cases, PSS should represent a valid strategy to ensure recruitment success. Other temperate species can adopt both PSS and MSS strategies depending on the age of the individuals or environmental conditions, as observed in giant scallops *Placopecten magellanicus* (Langton et al. 1987, Cyr et al. 2007), bay

scallop *Argopecten irradians irradians* (Bricelj & Krause 1992), the blue mussel *Mytilus edulis* (Myrand et al. 2000) or the Pacific giant oyster *Crassostrea gigas* (Berthelin et al. 2001, Royer et al. 2008, Enriquez-Diaz et al. 2009, Cardoso et al. 2013).

In a previous study, no evidence for temporal genetic structure or SRS was found among different year classes in two separate and genetically distinct *Mya arenaria* populations (St-Onge et al. 2013), a partially spawning species of marine bivalve with a long planktotrophic development phase (e.g. Coe & Turner 1938, Ropes & Stickney 1965, Cardoso et al. 2009, Shanks 2009). These results lead to the hypothesis that the PSS strategy might be responsible for limiting the genetic differentiation of annual recruits. We suggest answering this question by using molecular tools such as highly microsatellite markers to study the evolution of genetic diversity and relatedness as well as the existence of genetic patchiness throughout larval ontogeny until the final stages of the recruitment process. This approach would also allow us to better understand which temporal components are likely to modulate recruitment success. Up until now, these kinds of studies were scarce in the literature, mostly due to the difficulties associated with developing polymorphic genetic markers, extracting DNA from single microscopic larvae and correctly identifying individuals to the species level based only on morphological features of early ontogenic stages. But recent technological advances have now rendered this kind of approach much more feasible (Larsen et al. 2005, 2007, Hauser & Seeb 2008, Zhan et al. 2008ab).

In this study, we therefore postulate that breeding populations of partial broadcast-spawners such as the endobenthic marine bivalve *Mya arenaria* can produce genetically similar recruits to that of the surrounding adult population by bringing into being several distinct pools of larvae spawned over a long period of time that cancel out potential effects of SRS. The specific objectives will be to use a population genetic approach to assess whether we can observe the presence of genetic patchiness and evidence of SRS among all stages of the *M. arenaria* life cycle by (1) testing for genetic differentiation among larval and post-larval cohorts comparatively to adult samples, (2) testing for reductions of genetic

diversity through larval ontogeny from spawning to adulthood, (3) assess whether larval pools of similar or differing levels of ontogeny are significantly kin-aggregated, inter-related and suggestive of larval retention, (4) infer sibship inside all sampled pools of individuals, and finally, (5) evaluate the temporal variance of the number of breeders (N_b) responsible for producing individuals sampled throughout the spawning season.

3.2.4 METHODS

Sampling procedures

This study was carried out in the summer of 2010 inside the Bouctouche Bay (Southern Gulf of St. Lawrence, Canada; 046°31'N, 064°41'W) sheltered by a 12 km sand dune acting as a potential barrier to larval dispersal (Figure 20). The sampling site was located near the protrusion of the sand dune from the mainland at the edge of a 100 m-wide and 0.24%-sloped intertidal sandflat where resides a large and extensively harvested natural settlement of *M. arenaria* individuals (LeBlanc & Miron 2006). This site is part of the larger Southern Gulf of St. Lawrence (SGSL) *M. arenaria* genetic cluster described in St-Onge et al. (2013).

Spawning of *M. arenaria* was monitored over a period of 13 consecutive weeks from 8 May to 27 July 2010 (Table 8) by calculating the gonado-somatic index (GSI) (Figure 21) modified in % from Roseberry et al. (1991). Larvae were sampled weekly from the water column at flood tide with a modified 12V bilge pump (36 L / min) and a series of meshed sieves (74, 200 and 405 μ m) for a period of 10 consecutive weeks from 8 May to 7 July 2010 (Table 8). The bilge pump was fully submerged below the water surface in approximately 60 cm of water and constantly kept in an up-and-down motion across the entire water column to eliminate any potential bias of vertical larval position (e.g, Corell et al. 2012, Miller & Morgan 2013). Martel et al. (1994) demonstrated that this type of bilge pump does not cause any physical damage to bivalve larvae. Sampling was always carried out during flood tides and total volume of pumped seawater varied between 50 and 216 L per week (Table 8). Temperature and salinity was recorded with a Handheld

Multiparameter YSI probe (YSI Inc, Yellow Springs, Ohio, USA) during all samplings. The « *First Spawning Event* » (FSE) was confirmed by the GSI and the arrival of bivalve veligers on 19 May 2010 (Table 8).

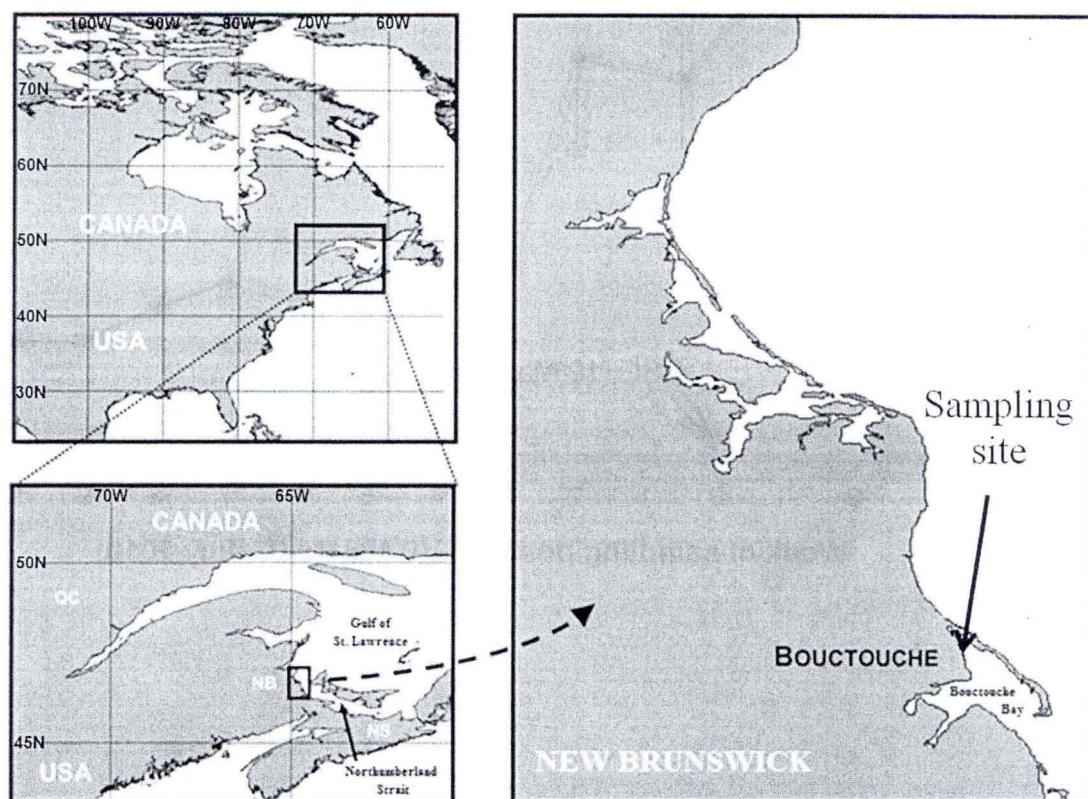


Figure 20 : Map showing a part of North America and Atlantic Canada with a close-up on the northern part of the Northumberland Strait where the *Mya arenaria* sampling site of Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 046°31'N, 064°41'W) is located.

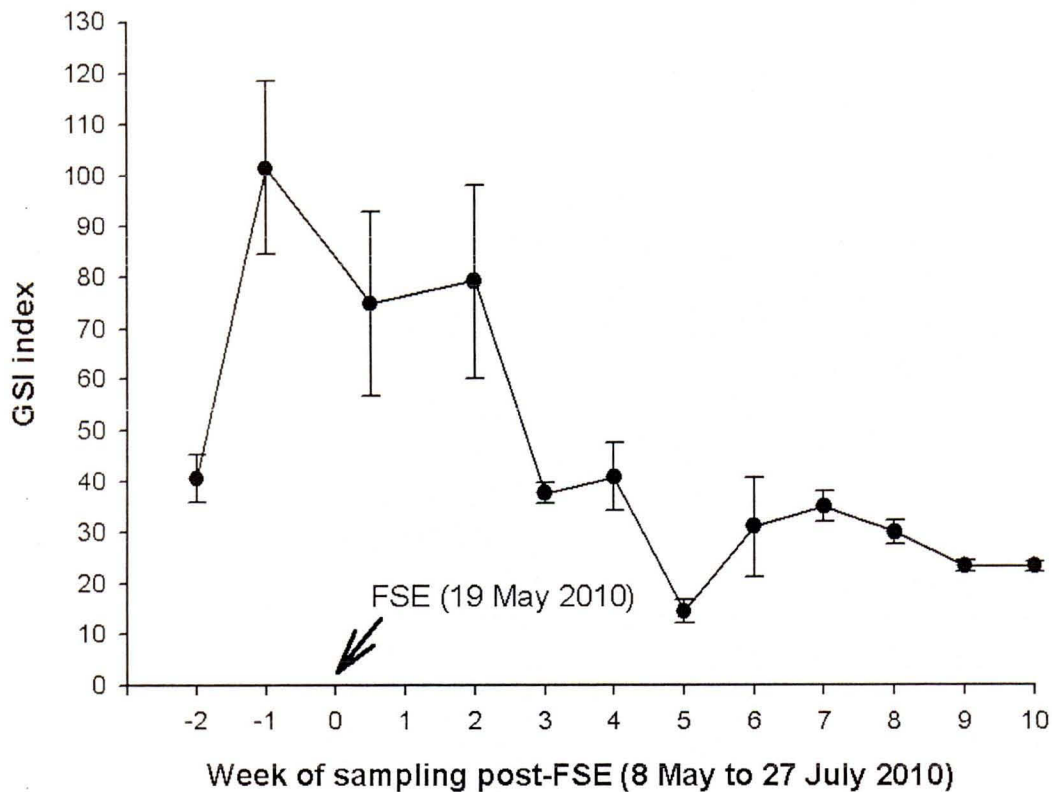


Figure 21 : Gonado-somatic index (GSI) modified in % from Roseberry et al. (1991) and calculated from adult *Mya arenaria* specimens collected over 13 consecutive weeks from 8 May to 27 July 2010 in Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 046°31'N, 064°41'W). Ticks on the x-axis represent the number of weeks elapsed since the « *First Spawning Event* » (FSE) on 19 May 2010. Sample sizes of each data point are presented in Table 8 with specimens sampled at 0 and 1 week post-FSE pooled together to obtain a variation estimate.

Table 8 : Information regarding 13 consecutive weeks of *Mya arenaria* sampling in Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 046°31'N, 064°41'W).

Week post-FSE	Date (2010)	$V_{WS}(L)$	$T(^{\circ}C)$	S (ppt)	Early veligers (E) ($< 160 \mu m$)			Late veligers (L) ($> 160 \mu m$)			Post-larvae (P)		Adults (A)
					N_E	N_{PI}	N_{LA}	N_E	N_{PI}	N_{LA}	N_E	N_{LA}	N_{Adults}
-2	2 May – 8 May	50	13.5	24.0	0	---	---	0	---	---	---	---	2
-1	9 May – 15 May	50	11.9	24.9	0	---	---	0	---	---	---	---	2
FSE (0)	16 May – 22 May	144	14.3	24.9	5	1	0	0	---	---	---	---	1
1	23 May – 29 May	216	15.1	24.4	58	47	25	1	0	---	---	---	1
2	30 May – 5 June	216	15.1	25.6	38	35	24	2	0	---	0	---	6
3	6 June – 12 June	144	14.1	24.8	7	0	---	32	30	11	33	27	6
4	13 June – 19 June	216	18.9	24.1	2	0	---	75	63	36	---	---	4
5	20 June – 26 June	---	22.3	23.7	9	8	8	3	0	---	30	27	4
6	27 June – 3 July	216	17.7	24.2	2	0	---	38	34	20	---	---	2
7	4 July – 10 July	216	28.5	25.3	0	---	---	0	---	---	---	---	6
8	11 July – 17 July	---	24.3	25.2	---	---	---	---	---	---	27	23	5
9	18 July – 24 July	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6
10	25 July – 31 July	---	24.2	24.6	---	---	---	---	---	---	24	17	6
Total					121	91	57	151	127	67	114	94	51

*Data not available due to pump malfunction

FSE = first spawning event (19 May 2010); V_{WS} = volume of water sampled; T = water temperature; S = salinity; N_E = number of specimens extracted for DNA; N_{PI} = number of specimens positively identified as *M. arenaria*; N_{LA} = number of specimens included in genetic analyses; N_{Adults} = number of adult specimens collected for the calculation of the gonado-somatic index (GSI).

Material retained on each 200 and 74 μ m sieves was respectively washed with 250mL of 74- μ m filtered seawater into clean sampling bottles then kept on ice in a dark container. Bottles were brought back to the laboratory the same day for the screening of *M. arenaria* veligers (Loosanoff et al. 1966, Aucoin et al. 2004) under a focal stereomicroscope (Olympus America Inc, Center Valley, Pennsylvania, USA). Larvae were individually captured using a 200 μ L micropipette, transferred into a small ethanol-filled vial (> 95%) and stored at 4°C until shell length measurement at a magnification of 100X with a microscope Olympus BX41 (Olympus America, Center Valley, Pennsylvania, USA) coupled to an image analyzer system (CoolSnap Procolor and Image-Pro Plus v.5.0; Media Cybernetics, Silver Spring, Maryland, USA) and DNA extraction. A threshold of 160 μ m was chosen to separate larvae into two ontogenic larval stages, i.e. either as early (< 160 μ m of shell length) or late (> 160 μ m of shell length) veligers.

Since *M. arenaria* pediveligers were first observed in larval samples three weeks post-FSE (6 June 2010), post-larval sampling was initiated on 11 June 2010 and repeated at five, eight and 10 weeks post-FSE (Table 8). Each sampling was carried out during low tide and consisted of randomly collecting four 100 cm³ replicates of surface sediment (top 1 cm) across the high intertidal level using a round sampling plate (11.5 cm diameter) and a small trowel. Sediment samples were brought back to the laboratory and individually resuspended into a supersaturated solution of sucrose (> 1 kg/L of sucrose in distilled water) to separate *M. arenaria* post-larvae from the sediment by density gradient (LeBlanc & Miron 2006, Landry & Miron 2011). Once sediment had resettled to the bottom, the top fraction of the solution containing floating post-larvae was sieved and rinsed using a 200 μ m mesh. Post-larvae were then visually identified to the species level (Loosanoff et al. 1966, Aucoin et al. 2004) under the focal stereomicroscope, measured and individually isolated into ethanol-filled vials (95%) for DNA extraction.

Molecular procedures

In total, DNA extraction was performed on 386 specimens of all levels of ontogeny (Table 8). Vials were first centrifuged at 10 000g for five minutes after which excess ethanol was removed with a micropipette. Any remaining ethanol was evaporated with a Speed-Vac (Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, Massachusetts, USA) for 45 minutes at 33°C. A volume of 30 µL of LoTEPA lysis buffer (Zhan et al. 2008a) was then added into each vial along with 5 µL of OB Protease (Omega Bio-Tech Inc., Norcross, Georgia, USA) and subjected to a 55°C heat bath for 60 minutes to allow proteolysis and DNA release. After a quick centrifuge spin, whole contents were transferred into a clean 0.5 mL tube and placed at 96°C for 20 minutes to inactivate enzymes. Two drops of sterile mineral oil were added to each tube prior to the last step to prevent evaporation. Bottom fraction was then transferred into a clean 0.5 mL container and conserved at 4°C until genetic identification and microsatellite genotyping.

Species identification for each of the 272 sampled veligers was validated genetically by a single step nested multiplex PCR (SSNM-PCR) assay (Figure 22) (Larsen et al. 2005, 2007). The procedure involved the simultaneous use of a pair of universally targeted bivalve 18S rRNA gene primers (*Uni 1304F* and *Uni 1670R*) as well as an additional 18S rRNA targeted oligonucleotide primer (*Mya 1754R*) specific to the Myoidae superfamily and located externally to the region amplified by both universal primers. Amplification was carried out in a total volume of 11.5 µL containing 0.43 µM of each *Uni 1304F* and *Mya 1754R* primers, 0.03 µM of *Uni 1670R* primer, 0.11 mM of each dNTPs (Roche Ltd., Basel, Basel-Stadt, Switzerland), 1.3 mM MgCl₂ (Roche Ltd.), 100 ng of DNA and 0.5 U of Expand High Fidelity Enzyme Mix (0.32 mM Tris-HCl, pH 7.5, 1.6mM KCl, 0.016mM dithiothreitol (DTT), 0.0016mM EDTA, 0.008% Nonidet P40 (v/v), 0.008% Tween 20 (v/v) and 0.8% glycerol (v/v)) (Roche Ltd.) using a Mastercycler® EP Thermal cycler (Eppendorf, Hamburg, Hamburg, Germany). Positive controls were comprised of DNA originating from a known *M. arenaria* adult while negative controls had DNA substituted for PCR water. Cycling conditions were set at (i) 95°C for 180s, followed by 30 cycles of

(ii) 94°C for 30s, (iii) 57°C for 30s and (iv) 72°C for 60s and finally ending with a single extension cycle of (v) 72°C for 420s. Amplification products were visualised by loading 10 µL of PCR products onto a 2.5% agarose gel incorporated with a GelRed™ (Biotium Inc., Hayward, California, USA) intercalating nucleic acid stain and charged at 100V for 90 minutes. Only samples showing both 367 and 455 bp fragments were identified as true *M. arenaria* individuals and were kept for microsatellite genotyping, amounting to 218 out of 272 larvae (80.1%) (Table 8).

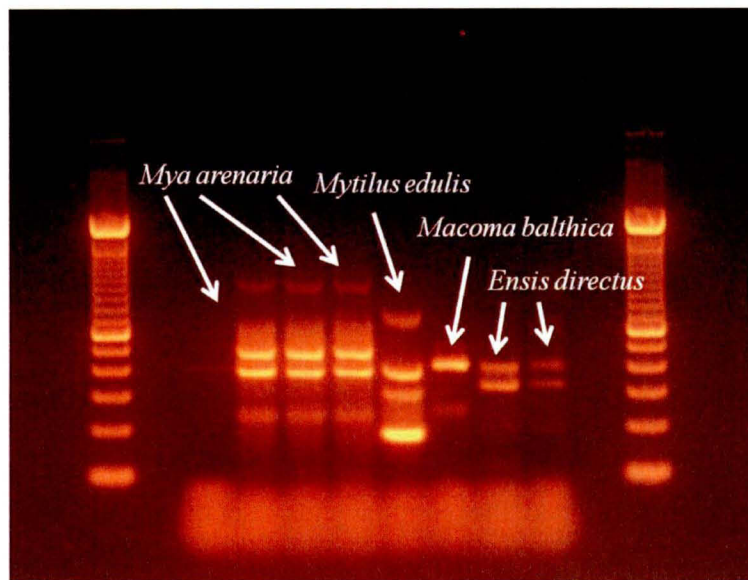


Figure 22: Example of a species identification gel carried out to genetically validate bivalve larvae collected in samples with a single step nested multiplex PCR assay that included the universally targeted bivalve 18S rRNA gene primers of varying species.

Seven microsatellite loci (*Mar1*, *Mar3*, *Mar4*, *Mar5*, *Mar6*, *Mar7* and *Mar8*) were amplified in each larval ($n = 218$) and post-larval ($n = 114$) individual using the same procedure and reagents reported in Barker et al. (2011). Since larvae had less tissue available for DNA extraction, larval DNA was less abundant and of lower quality than post-larval DNA. Each microsatellite locus issued from larval DNA was thus amplified into

its own separate PCR reaction to optimize primer efficiency and allele scoring. Amplified fragments were analyzed by capillary electrophoresis on an ABI 3130 genetic analyzer using a Genescan LIZ1200 size standard (Applied Biosystems Inc., Foster City, California, USA). All individuals for which at least one marker failed to show amplified fragments were genotyped a second time. This procedure also allowed for the validation of data obtained at all remaining loci (100% success rate). Raw allelic scores were assessed with the GENEMAPPER software (Applied BioSystems Inc.) (Chatterji & Pachter 2006) and final allele identity for all genotypes was obtained from the same allele intervals used in Barker et al. (2011) and St-Onge et al. (2013).

Statistical analyses

Individuals showing more than 28.5% of loci coverage were kept for all following genetic analyses. The final dataset was composed from 12 temporal samples taken at four distinct ontogenic stages of *M. arenaria*: (i) three early veliger samples collected at one, two and five weeks post-FSE (respectively E1, E2 and E5); (ii) three late veliger samples collected at three, four and six weeks post-FSE (respectively L3, L4 and L6); (iii) four post-larval samples collected at three, five, eight and 10 weeks post-FSE (respectively P3, P5, P8 and P10); and (iv) two adult reference samples analyzed in a prior study (St-Onge et al. 2013), i.e. one representing the main sampling site of Bouctouche (hereafter A) and another one representing the SGSL genetic cluster. Sample size and mean shell length of each sample are presented in Table 9 and Figure 23, respectively.

Genetic characterization of samples

The quality of genotypic data (periodicity of markers, probability of null alleles, stuttering patterns and large allele dropouts at each locus of each larval cohort) was evaluated with MICROCHECKER v.2.2.3. (Van Oosterhout et al. 2004). Number of detected alleles, allelic richness, linkage disequilibrium between pairs of loci and conformance to Hardy–Weinberg equilibrium were all assessed with FSTAT v.2.9.3

(Goudet 2001). Nominal level for both linkage disequilibrium and Hardy-Weinberg equilibrium evaluated at each combination of locus and sample was set at 5% and Bonferonni-adjusted to 0.24% after 420 permutations and to 0.06% after 1680 randomisations respectively. Another procedure was performed with 1000 allele randomisations within samples to test for loci-specific and global Hardy-Weinberg equilibrium ($\alpha = 0.05$). Private alleles were summarized with CONVERT v.1.31 (Glaubitz 2004), while observed and expected heterozygosity values (Nei 1978) were determined with GENETIX v.4.05 (Belkhir et al. 1996).

Temporal genetic structure

The presence of significant temporal genetic structure among *M. arenaria* larval pools sampled at different times during ontogeny was tested using two statistical approaches: (i) Θ_{ST} statistic (Weir & Cockerham 1984), an unbiased estimate of F_{ST} calculated from multi-locus allelic frequencies; and (ii) D_{EST} statistic (Jost 2008), an estimator of actual differentiation accounting for the use of highly polymorphic microsatellite markers. Overall sample differentiation was first assessed with an exact G -test (Goudet et al. 1996) with FSTAT v.2.9.3 (Goudet 2001) using the global multi-locus Θ_{ST} statistic (Weir & Cockerham 1984). The same software was used to calculate pairwise Θ_{ST} values (Weir & Cockerham 1984) among all 12 samples with significance level for multiple comparisons adjusted to 0.08% after 1320 permutations. The SMOGD online software (Crawford 2010) was then used with 500 bootstrap resamplings to calculate mean pairwise D_{EST} values (Jost 2008) which were then averaged across all loci to obtain a multi-locus estimate of relative sample differentiation. Confidence intervals (95%) were obtained from averaging the mean variances of all individual loci (Sokal & Rohlf 1995) with outlier values considered as significantly different.

Table 9 : Sample-specific genetic characteristics and global statistics calculated over seven microsatellite loci. Included are 10 temporal samples of larval and post-larval *M. arenaria* individuals and an additional sample of adults, all collected in 2010 in Bouctouche Bay (New Brunswick, Canada; 046°31'N, 064°41'W). Samples are labeled with letters to indicate ontogenic stages (E = early veliger larvae under 160 μ m of shell length; L = late veliger larvae over 160 μ m of shell length; P = post-larvae; A = adults) and with numbers to indicate the week of collection.

Sample label	Week post-FSE	Date	N	% of LC	rN_A	$\lambda_{MLAR} \pm SE$ (n = 4)	rN_{PA}	H_O	$N_B H_E$	F_{IS}	N_{FS}	λP_{FS}	N_{HS}	% sibship	Nb_{EST}	95% CI (Nb_{EST})
Early veliger larval cohorts (under 160 μm of shell length)																
E1	1	25 May 2010	25	69.1	65	4.83 ± 0.58	5	0.73	0.80	0.10	5	0.52	49	18.0	20	11 – 39
E2	2	31 May 2010	24	76.2	78	5.06 ± 0.45	7	0.72	0.82	0.13	1	1.00	31	11.2	33	19 – 65
E5	5	24 June 2010	8	85.7	40	4.64 ± 0.51	1	0.71	0.81	0.14	0	---	6	21.4	19	7 – 402
Late veliger larval cohorts (over 160 μm of shell length)																
L3	3	6 June 2010	11	81.8	44	4.26 ± 0.42	2	0.66	0.73	0.09	0	---	13	23.6	17	8 – 47
L4	4	14 June 2010	36	84.9	87	4.80 ± 0.55	1	0.73	0.79	0.08	0	---	78	12.4	32	19 – 56
L6	6	29 June 2010	20	76.4	59	4.73 ± 0.57	1	0.73	0.77	0.06	0	---	44	23.2	17	9 – 36
Post-larval recruits																
P3	3	11 June 2010	27	96.3	73	4.56 ± 0.47	0	0.75	0.78	0.03	0	---	50	14.2	28	16 – 50
P5	5	24 June 2010	27	92.1	89	4.89 ± 0.62	2	0.79	0.80	0.02	0	---	36	10.3	39	24 – 73
P8	8	15 July 2010	23	86.3	73	4.61 ± 0.61	3	0.69	0.77	0.10	0	---	38	15.0	27	15 – 49
P10	10	28 July 2010	17	87.4	68	4.79 ± 0.54	2	0.77	0.80	0.03	0	---	16	11.8	34	15 – 202
Adults (reference sample taken from St-Onge et al. 2013)																
A	---	2010	35	100.0	101	4.93 ± 0.66	2	0.76	0.78	0.03	0	---	45	7.6	53	34 – 87
Southern Gulf of St. Lawrence (SGSL) genetic cluster (reference sample taken from St-Onge et al. 2013)																
SGSL	---	2001-2010	235	99.6	155	4.81 ± 0.55	23	0.76	0.78	0.02	---	---	---	---	---	---

N = total number of individuals sampled; % of LC = percentage of loci coverage calculated from the total number of possible allele amplifications; rN_A = total number of alleles detected; $\lambda_{MLAR} \pm SE$ (n = 4) = mean within-loci allelic richness \pm standard error based on four diploid individuals; rN_{PA} = total number of private alleles detected; H_O = Nei's (1978) observed heterozygosity; $N_B H_E$ = Nei's (1978) non-biased expected heterozygosity; F_{IS} = inbreeding coefficient; N_{FS} = number of full-siblings based on the best configuration estimated by a maximum-likelihood sibship assignment procedure (Wang & Santure 2009; Wang 2011); λP_{FS} = mean probability of full-siblings being correctly assigned; N_{HS} = number of half-siblings based on the best configuration estimated by a maximum-likelihood sibship assignment procedure (Wang & Santure 2009; Wang 2011); % sibship = percentage of all individual pairs in a sample suggested to share at least one parent; Nb_{EST} = estimate of the effective number of breeders responsible for producing the sample based on a maximum-likelihood sibship assignment method assuming random mating (Wang 2009).

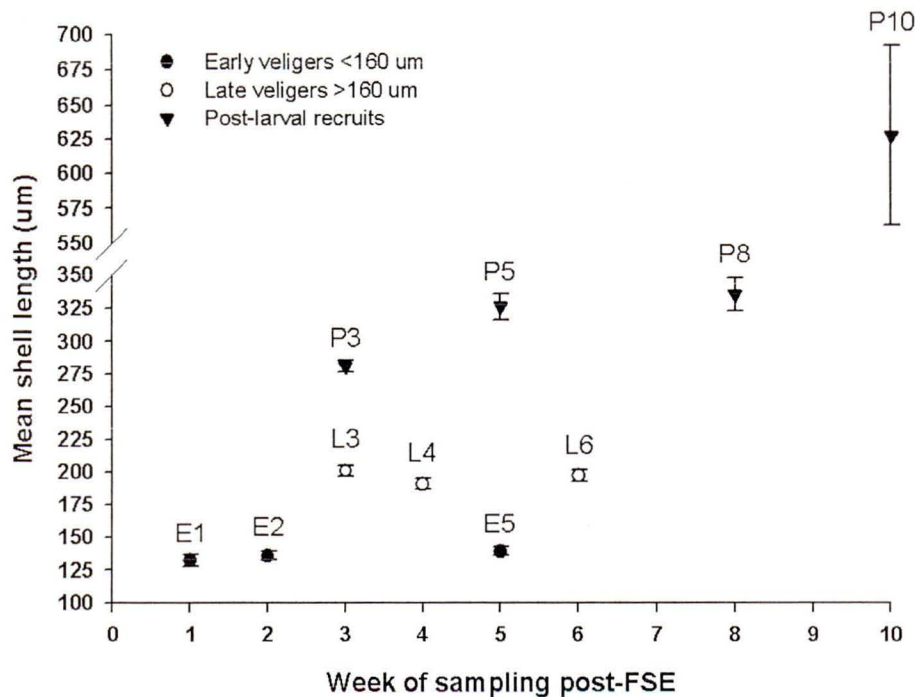


Figure 23 : Mean shell length of sampled groups of *Mya arenaria* larvae and post-larvae in Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 46°31'N, 64°41'W) according to each respective level of ontogeny (E = early veligers, L = late veligers, and P = post-larval recruits) and time of capture since the « First Spawning Event » (FSE) on 19 May 2010.

Genetic diversity

Gene diversity statistics pertaining to each sample such as the mean within-loci allelic richness ($MWLA_R$), Nei's (1978) observed heterozygosity (H_O) and non-biased expected heterozygosity ($_{NB}H_E$) were compared to those from the two adult reference samples (A and SGSL) taken from St-Onge et al. (2013). A one-way ANOVA followed by

a Tukey multiple comparison test ($\alpha = 0.05$) were carried out with SYSTAT 12 v.12.02.00 (SYSTAT Software Inc.) to assess whether $MWLR$ varied significantly among cohorts.

Within- and among-sample relatedness

The relatedness coefficient R_{XY} calculated between two individuals X and Y represents the proportion of homologous alleles identical by descent and commonly shared by both individuals as a result of their level of kinship (Falconer & Mackay 1996). Although a number of relatedness estimators using multi-locus genotypic data have been developed (Lynch 1988, Queller & Goodnight 1989, Li et al. 1993, Ritland 1996, Lynch & Ritland 1999, Wang 2002, 2007, Milligan 2003), none of them can be considered as universally superior to others with overall performance rather modulated by the type of markers used, the actual relatedness in the studied population and the mating characteristics of the studied species (Van de Castele et al. 2001, Wang 2007, 2011).

The first step carried out in COANCESTRY was therefore to simulate data by using a file of known allelic frequencies present in the SGSL genetic cluster (St-Onge et al. 2013). In total, 600 fictitious pairs of individuals (hereafter dyads) with known levels of kinship (Falconer & Mackay 1996) susceptible of being encountered in the *M. arenaria* population under study were created: (1) 100 full-sibling dyads (true $R_{XY} = 0.500$); (2) 100 half-sibling dyads (0.250); (3) 100 double first cousin dyads (0.250); (4) 100 first cousin dyads (0.125); (5) 100 second cousin dyads (0.013) and (6) 100 unrelated dyads (0.000). True R_{XY} values were then compared with R_{XY} estimates obtained from seven relatedness estimators by calculating for each estimator both the bias and the residual mean-squared error (RMSE) as described in Wang (2007) (Table 10). Values from all moment estimators were truncated from 0 to 1 to allow proper comparisons with maximum-likelihood estimators.

Results showed that the triadic maximum-likelihood method (hereafter TrioML) (Wang 2007) gave the most consistent estimates through all possible levels of kinship, generating the lowest bias and RMSE values for four out of six levels of kinship (Table 10).

Although the Ritland (1996) estimator generated the lowest bias and RMSE values for both unrelated and second cousin dyads, it severely overestimated relatedness for higher related dyads such as half-sibs and full-sibs (Table 10). Therefore, TrioML (Wang 2007) was the chosen to estimate relatedness with the empirical dataset.

Individual pairwise relatedness coefficients (IPR_{XY}) were thus calculated with the TrioML relatedness estimator (Wang 2007) as implemented in COANCESTRY v.1.0.1.2 (Wang 2011) between all 253 individuals ($253 \times 252 \times 0.5 = 31878$ values). The observed difference in mean individual pairwise relatedness ($\Delta_{MIPR_{XY}}$) was calculated between a first group of dyads (pairs of individuals) issued from the tested combination of samples ($n = x$) (see parantheses values in Table 11) and a second group containing all remaining dyads ($n = 31878 - x$). For each comparison, the distribution of $\Delta_{MIPR_{XY}}$ was assessed following 1000 random dyad reshufflings respective of sample size, missing data and genotyping error frequencies proper to each locus. Combined individuals were considered significantly more kin-aggregated (within-sample) or significantly more related to each other (among-sample) than randomly expected whenever 95% of values of the $\Delta_{MIPR_{XY}}$ distribution were lower than the observed value of $\Delta_{MIPR_{XY}}$.

Sibship assignment

A maximum-likelihood sibship assignment procedure using multi-locus genotype data (Wang & Santure 2009) was carried out as implemented in COLONY v.2.0.2.2 (Jones & Wang 2010a). This analysis infers sibship by assuming that all individuals present within each sample are offspring issued from unknown sets of unrelated candidate mothers and

Temporal variance in reproductive success

The number of breeders (N_b) statistic gives an estimate of the actual number of adults responsible for producing all larvae in a given sample. Because samples were comprised of individuals belonging to the same age-group and issued from a single

Table 10 : Relative performance (bias and residual mean-squared error) of seven different relatedness estimators for six variable levels of kinship and true relatedness (R_{XY}) : (1) mixed dyads ; (2) unrelated dyads ; (3) second cousin dyads ; (4) first cousin dyads ; (5) half-siblings and double first cousin dyads ; and (6) full-siblings. The best estimator at each variable is highlighted in bold font for each level of kinship.

Relatedness estimator	Mixed Dyads		Unrelated		Second Cousins	
	$(R_{XY} = 0.257)$		$(R_{XY} = 0.000)$		$(R_{XY} = 0.031)$	
	Bias	RMSE	Bias	RMSE	Bias	RMSE
TrioML (<i>Wang 2007</i>)	0.015	0.148	0.047	0.094	0.065	0.143
Wang (<i>Wang 2002</i>)	0.234	0.280	0.247	0.283	0.276	0.319
LynchLi (<i>Lynch 1988; Li et al. 1993</i>)	0.304	0.338	0.316	0.350	0.362	0.389
LynchRd (<i>Lynch & Ritland 1999</i>)	0.125	0.217	0.152	0.188	0.159	0.202
Ritland (<i>Ritland 1996</i>)	-0.140	0.221	0.018	0.026	-0.006	0.026
QuellerGt (<i>Queller & Goodnight 1989</i>)	0.272	0.312	0.285	0.317	0.325	0.355
DyadML (<i>Milligan 2003</i>)	0.064	0.175	0.066	0.131	0.093	0.177
	First Cousins		Half-Siblings Double cousins		Full-Siblings	
	$(R_{XY} = 0.125)$		$(R_{XY} = 0.250)$		$(R_{XY} = 0.500)$	
	Bias	RMSE	Bias	RMSE	Bias	RMSE
TrioML (<i>Wang 2007</i>)	0.019	0.144	-0.022	0.167	<0.001	0.158
Wang (<i>Wang 2002</i>)	0.246	0.294	0.213	0.260	0.209	0.255
LynchLi (<i>Lynch 1988; Li et al. 1993</i>)	0.313	0.349	0.285	0.319	0.262	0.295
LynchRd (<i>Lynch & Ritland 1999</i>)	0.135	0.225	0.081	0.210	0.145	0.261
Ritland (<i>Ritland 1996</i>)	-0.078	0.140	-0.190	0.224	-0.395	0.415
QuellerGt (<i>Queller & Goodnight 1989</i>)	0.284	0.331	0.251	0.292	0.239	0.279
DyadML (<i>Milligan 2003</i>)	0.060	0.174	0.042	0.190	0.080	0.182

Table 11 : Mean within-sample (diagonal) and among-sample (above diagonal) individual pairwise relatedness coefficients (r_{XY}) calculated with the COANCESTRY v.1.0.1.2. software (Wang 2011) between each combination of *Mya arenaria* larval and post-larval samples including the Bouctouche Bay (A) adult reference sample. Number of dyads (n) used for the calculation of each mean is included in parentheses below each mean in italic font. Sample pairings containing significantly more related individuals than randomly expected are presented in bold font with asterisks (> 95%*, > 97.5%** , > 99%***).

<u>E1</u>	<u>E2</u>	<u>E5</u>	<u>L3</u>	<u>L4</u>	<u>L6</u>	<u>P3</u>	<u>P5</u>	<u>P8</u>	<u>P10</u>	<u>A</u>	
0.124*** (300)	0.099*** (600)	0.078 (200)	0.099*** (275)	0.082*** (900)	0.095*** (500)	0.097*** (675)	0.082*** (675)	0.105*** (575)	0.092*** (425)	0.074 (875)	<u>E1</u>
	0.058 (276)	0.061 (192)	0.079 (264)	0.059 (864)	0.081** (480)	0.072 (648)	0.055 (648)	0.072 (552)	0.077 (408)	0.053 (840)	<u>E2</u>
		0.062 (28)	0.062 (88)	0.047 (288)	0.057 (160)	0.074 (216)	0.037 (216)	0.049 (184)	0.049 (136)	0.044 (280)	<u>E5</u>
			0.073 (55)	0.058 (396)	0.093*** (220)	0.067 (297)	0.047 (297)	0.085** (253)	0.082 (187)	0.061 (385)	<u>L3</u>
				0.068 (630)	0.073 (720)	0.059 (972)	0.059 (972)	0.051 (828)	0.065 (612)	0.057 (1260)	<u>L4</u>
					0.086 (190)	0.076* (540)	0.069 (540)	0.075 (460)	0.085*** (340)	0.062 (700)	<u>L6</u>
						0.065 (351)	0.050 (729)	0.066 (621)	0.069 (459)	0.049 (945)	<u>P3</u>
							0.058 (351)	0.066 (621)	0.060 (459)	0.050 (945)	<u>P5</u>
								0.084** (253)	0.074 (391)	0.054 (805)	<u>P8</u>
									0.086* (136)	0.060 (595)	<u>P10</u>
										0.040 (595)	<u>A</u>

breeding cycle and/or spawning season, N_b was calculated by estimating the effective population size (N_e) statistic obtained from each sample (Hare et al. 2011). This was achieved using a maximum-likelihood sibship assignment method assuming random mating (Wang 2009, Wang & Santure 2009) as implemented in the software COLONY v.2.0.2.2 (Jones & Wang 2010a).

RESULTS

Genetic characteristics of samples

Homozygote excess and thus evidence for null alleles was found in only 9 out of 84 (10.7%) combinations of loci and samples as determined with MICROCHECKER (Van Oosterhout et al. 2004), including four in *Mar1* (E1, L4, P5 and SGSL), three in *Mar8* (E1, E2 and E5) and one for each *Mar4* and *Mar6* (both E2). Homozygote excess was found in 3 out of 7 markers (*Mar1*, *Mar4* and *Mar8*) when all 12 samples were pooled. Although stuttering at the *Mar4* locus may have caused scoring errors when samples were pooled, there was no evidence of technical problems associated with stuttering patterns or large allele dropouts when data was partitioned accordingly to each sample. Each locus was also considered to be statistically independent as no pair of loci was found to be significantly linked to each other with *P*-values ranging between 0.029 (*Mar5* and *Mar 7*) and 0.952 (*Mar3* and *Mar4*). Genotypic data was considered acceptable for further genetic analyses of cohort structure as these markers were shown to behave similarly in another study (St-Onge et al. 2013).

Genetic variability was found across all seven loci and 12 samples with a mean allelic richness of 4.8 based on a minimum sample of 4 diploid individuals (see *Mar8* in the sample E5, Table 12) as well as high mean observed and expected heterozygosity values of 0.73 and 0.79 respectively. When calculated across all 12 samples (Table 12), total number of alleles varied between eight (*Mar6*) and 51 (*Mar4*), total allelic richness ($n = 4$) ranged from 2.53 (*Mar6*) to 6.19 (*Mar4*), while observed and expected within-sample heterozygosity values varied from 0.48 (*Mar6*) to 0.83 (*Mar1* and *Mar3*) and from 0.51 (*Mar6*) to 0.91 (*Mar1* and *Mar8*), respectively. When calculated across all seven loci (Table 9), mean within-loci allelic richness ($n = 4$) was the lowest in the L3 sample (4.26) and the highest in the E2 sample (5.06). Observed heterozygosity ranged from 0.66 (L3) to 0.79 (P5) while expected heterozygosity varied between 0.73 (L3) and 0.82 (E2).

Significant departure from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) based on the within-sample inbreeding coefficient (F_{IS}) was only observed in one out of 84 combinations of locus and sample (*Mar1* at SGSL) (Table 12). Global statistics calculated over all loci and samples also revealed a significant departure from HWE (global $F_{IS} = 0.041$, $P < 0.001$). In total, three loci-specific deviations from HWE were observed (*Mar1*, $P < 0.001$; *Mar4*, $P < 0.001$; and *Mar8*, $P < 0.004$) (Table 13) while none was revealed when F_{IS} were calculated across loci (Table 9). In total, 49 private alleles (PA) were observed in the dataset of 12 samples (Table 9). Of those, 23 (46.9%) were found exclusively within the SGSL adult reference sample, representing a PA: n ratio of 1:10. Seven other private alleles (14.3%; 1:3.5) were exclusive to the E2 sample while another five (10.2%; 1:5) were exclusively found in the E1 sample.

Temporal genetic structure

Although the global multi-locus Θ_{ST} statistic (Weir & Cockerham 1984) indicated significant genetic structure (global $\Theta_{ST} = 0.003$; $P = 0.001$), the pairwise Θ_{ST} procedure did not reveal evidence of significantly different allelic frequencies among any of the 55 possible sample pairings (Table 14). Mean pairwise D_{EST} values (Jost 2008) across all loci and samples amounted to 0.025 which is more than 8-fold higher than the global Θ_{ST} value of 0.003. In total, six sample pairings showed higher pairwise D_{EST} values than the upper limit of the 95% confidence interval of 0.084, with three for each E5, L3 and P5 samples (Table 14).

Genetic diversity

Gene diversity statistics ($_{MWLAR}$, H_O and $_{NBHE}$) showed little evidence of reduced genetic variation in larval cohorts, as values were similar to both A and SGSL samples (Table 9). Mean within-loci allelic richness ($_{MWLAR}$) based on four diploid individuals did not vary significantly amongst samples ($F_{11,72} = 0.141$; $P = 0.999$). None of the Tukey pairwise comparisons of $_{MWLAR}$ involving both A and SGSL was significant (mean P -value

Table 12 : Mean within-sample (diagonal) and among-sample (above diagonal) individual pairwise relatedness coefficients (IPR_{XY}) calculated with the COANCESTRY v.1.0.1.2. software (Wang 2011) between each combination of *Mya arenaria* larval and post-larval samples including the Bouctouche Bay (A) adult reference sample. Number of dyads (n) used for the calculation of each mean is included in parantheses below each mean in italic font. Sample pairings containing significantly more related individuals than randomly expected are presented in bold font with asterisks (> 95%*, > 97.5%** , > 99%***).

	Microsatellite markers						
	<i>Mar1</i>	<i>Mar3</i>	<i>Mar4</i>	<i>Mar5</i>	<i>Mar6</i>	<i>Mar7</i>	<i>Mar8</i>
E1 – Early veligers (1 week post-FSE) - 25 May 2010)							
<i>N</i>	10	16	19	22	24	22	8
<i>N_A</i>	11	12	13	5	4	9	11
<i>N_{PA}</i>	1	1	1	---	---	---	2
<i>AR</i>	6.11	5.80	5.15	3.18	2.57	4.31	6.70
<i>H_D</i>	0.60	0.88	0.79	0.82	0.71	0.68	0.63
<i>s_BH_E</i>	0.92	0.91	0.85	0.65	0.57	0.78	0.95
<i>F_{IS}</i>	0.36	0.03	0.07	-0.28	-0.26	0.13	0.36
E2 – Early veligers (2 weeks post-FSE - 31 May 2010)							
<i>N</i>	14	19	19	23	22	22	9
<i>N_A</i>	14	15	14	9	7	11	8
<i>N_{PA}</i>	1	2	---	---	3	1	---
<i>AR</i>	6.58	5.75	5.74	3.78	3.19	4.88	5.54
<i>H_D</i>	0.93	0.89	0.68	0.70	0.41	0.86	0.56
<i>s_BH_E</i>	0.94	0.89	0.89	0.72	0.60	0.83	0.89
<i>F_{IS}</i>	0.02	-0.01	0.24	0.03	0.33	-0.04	0.39
E5 – Early veligers (5 weeks post-FSE - 24 June 2010)							
<i>N</i>	5	8	7	8	8	8	4
<i>N_A</i>	7	6	8	3	3	7	6
<i>N_{PA}</i>	---	---	---	---	---	1	---
<i>AR</i>	5.98	4.25	5.62	2.86	2.96	4.80	6.00
<i>H_D</i>	1.00	0.75	0.57	0.88	0.50	0.75	0.50
<i>s_BH_E</i>	0.91	0.78	0.89	0.63	0.70	0.80	0.93
<i>F_{IS}</i>	-0.11	0.05	0.38	-0.44	0.30	0.07	0.50
L3 – Late veligers (3 weeks post-FSE - 5 June 2010)							
<i>N</i>	7	10	10	11	9	10	6
<i>N_A</i>	6	8	9	6	3	6	6
<i>N_{PA}</i>	---	1	---	1	---	---	---
<i>AR</i>	4.91	5.31	5.19	3.56	2.15	4.08	4.65
<i>H_D</i>	0.71	0.90	0.70	0.45	0.33	0.70	0.83
<i>s_BH_E</i>	0.85	0.88	0.85	0.63	0.31	0.76	0.80
<i>F_{IS}</i>	0.17	-0.03	0.18	0.29	-0.09	0.09	-0.04

Table 12 : *continued*

	Microsatellite markers						
	<i>Mar1</i>	<i>Mar3</i>	<i>Mar4</i>	<i>Mar5</i>	<i>Mar6</i>	<i>Mar7</i>	<i>Mar8</i>
L3 – Late veligers (3 weeks post-FSE - 5 June 2010)							
<i>N</i>	7	10	10	11	9	10	6
<i>N_A</i>	6	8	9	6	3	6	6
<i>N_{PA}</i>	---	1	---	1	---	---	---
<i>AR</i>	4.91	5.31	5.19	3.56	2.15	4.08	4.65
<i>H_O</i>	0.71	0.90	0.70	0.45	0.33	0.70	0.83
<i>_{NE}H_E</i>	0.85	0.88	0.85	0.63	0.31	0.76	0.80
<i>F_{IS}</i>	0.17	-0.03	0.18	0.29	-0.09	0.09	-0.04
L4 – Late veligers (4 weeks post-FSE - 14 June 2010)							
<i>N</i>	20	34	33	34	36	33	24
<i>N_A</i>	10	10	10	4	4	10	11
<i>N_{PA}</i>	---	---	---	---	---	1	---
<i>AR</i>	6.05	4.67	6.75	3.27	2.64	4.81	5.40
<i>H_O</i>	0.65	0.82	0.88	0.53	0.53	0.82	0.88
<i>_{NE}H_E</i>	0.91	0.83	0.95	0.64	0.51	0.80	0.87
<i>F_{IS}</i>	0.29	0.00	0.07	0.18	-0.03	-0.02	-0.00
L6 – Late veligers (6 weeks post-FSE - 29 June 2010)							
<i>N</i>	8	18	15	19	17	19	11
<i>N_A</i>	16	13	27	9	4	14	17
<i>N_{PA}</i>	---	---	---	---	---	1	---
<i>AR</i>	6.33	5.22	5.31	2.75	2.63	4.68	6.17
<i>H_O</i>	1.00	0.83	0.67	0.58	0.35	0.79	0.91
<i>_{NE}H_E</i>	0.93	0.87	0.86	0.55	0.48	0.82	0.92
<i>F_{IS}</i>	-0.08	0.04	0.23	-0.06	0.26	0.03	0.02
P3 – Post-larvae (3 weeks post-FSE - 11 June 2010)							
<i>N</i>	25	27	27	27	26	27	23
<i>N_A</i>	14	9	18	5	4	12	11
<i>N_{PA}</i>	---	---	---	---	---	---	---
<i>AR</i>	6.21	4.81	5.24	3.02	2.86	4.30	5.50
<i>H_O</i>	0.84	0.78	0.70	0.70	0.69	0.81	0.74
<i>_{NE}H_E</i>	0.93	0.83	0.83	0.63	0.60	0.76	0.88
<i>F_{IS}</i>	0.09	0.06	0.15	-0.12	-0.16	-0.08	0.16

Table 12 : *continued*

	Microsatellite markers						
	<i>Mar1</i>	<i>Mar3</i>	<i>Mar4</i>	<i>Mar5</i>	<i>Mar6</i>	<i>Mar7</i>	<i>Mar8</i>
P5 – Post-larvae (5 weeks post-FSE) - 24 June 2010)							
<i>N</i>	22	25	27	27	27	27	19
<i>N_A</i>	15	9	27	6	4	12	16
<i>N_{PA}</i>	---	---	1	---	---	---	1
<i>AR</i>	6.08	4.80	6.91	2.89	2.66	4.74	6.14
<i>H_O</i>	0.73	0.84	1.00	0.70	0.56	0.78	0.89
<i>_{NS}H_E</i>	0.91	0.84	0.96	0.60	0.55	0.82	0.92
<i>F_{IS}</i>	0.21	0.00	-0.05	-0.18	-0.01	0.05	0.03
P8 – Post-larvae (8 weeks post-FSE - 15 July 2010)							
<i>N</i>	17	22	22	21	22	21	14
<i>N_A</i>	13	11	18	5	3	12	11
<i>N_{PA}</i>	1	---	1	---	---	1	---
<i>AR</i>	6.09	5.34	6.00	2.77	2.17	4.15	5.76
<i>H_O</i>	0.82	0.77	0.82	0.43	0.45	0.67	0.86
<i>_{NS}H_E</i>	0.92	0.87	0.90	0.54	0.51	0.74	0.89
<i>F_{IS}</i>	0.11	0.11	0.10	0.21	0.12	0.10	0.04
P10 – Post-larvae (10 weeks post-FSE - 28 July 2010)							
<i>N</i>	12	15	17	16	16	16	12
<i>N_A</i>	9	10	17	6	4	10	12
<i>N_{PA}</i>	---	1	---	1	---	---	---
<i>AR</i>	5.58	5.21	5.83	3.18	2.45	5.04	6.24
<i>H_O</i>	0.83	0.93	0.82	0.63	0.38	0.81	1.00
<i>_{NS}H_E</i>	0.89	0.86	0.89	0.66	0.50	0.85	0.93
<i>F_{IS}</i>	0.07	-0.08	0.07	0.05	0.26	0.05	-0.08
Adults - Bouctouche sample (St-Onge et al. 2013)							
<i>N</i>	35	35	35	35	35	35	35
<i>N_A</i>	17	10	32	6	4	13	19
<i>N_{PA}</i>	---	---	1	1	---	---	---
<i>AR</i>	6.24	5.01	6.97	3.08	2.16	4.89	6.18
<i>H_O</i>	0.97	0.77	0.94	0.57	0.40	0.77	0.91
<i>_{NS}H_E</i>	0.93	0.86	0.96	0.62	0.38	0.83	0.92
<i>F_{IS}</i>	-0.05	0.10	0.02	0.08	-0.07	0.07	0.01
Adults – SGSL genetic cluster (St-Onge et al. 2013)							
<i>N</i>	235	235	234	234	235	235	235
<i>N_A</i>	23	19	44	16	5	19	29
<i>N_{PA}</i>	4	3	4	6	1	2	3
<i>AR</i>	5.89	4.99	6.18	3.24	2.41	5.04	5.95
<i>H_O</i>	0.83	0.83	0.90	0.63	0.45	0.83	0.87
<i>_{NS}H_E</i>	0.90	0.84	0.90	0.64	0.45	0.84	0.91
<i>F_{IS}</i>	0.08*	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.04

N = number of samples; *N_A* = number of alleles detected; *N_{PA}* = number of private alleles detected; *AR* = allelic richness based on 4 diploid individuals; *H_O* = Nei's (1978) observed heterozygosity; *_{NS}H_E* = Nei's (1978) non-biased expected heterozygosity; *F_{IS}* = inbreeding coefficient

Table 13: Global descriptive statistics at each of seven microsatellite loci for all 11 samples of *Mya arenaria* larvae, post-larvae and adults originating from Bouctouche Bay, New Brunswick (Gulf of St. Lawrence, Canada, 46°31'N, 64°41'W) including the additional adult reference sample originating from the Southern Gulf of St. Lawrence (SGSL) genetic cluster (St-Onge et al. 2013). Total inbreeding coefficients (F_{IS}) showing significant deficiencies in heterozygotes are highlighted in bold font with asterisk (after 1000 randomisations).

	Mar1	Mar3	Mar4	Mar5	Mar6	Mar7	Mar8
All 12 samples (Bouctouche Bay + SGSL)							
τN	410	464	465	477	477	475	400
τN_A	26	26	51	21	8	24	32
MN_A	13.33	10.39	20.44	5.94	3.89	11.17	13.33
τN_{PA}	6	7	8	8	3	6	5
τAR	6.00	5.04	6.19	3.18	2.53	4.85	5.92
MWS_{HO}	0.83	0.83	0.79	0.64	0.48	0.77	0.80
$SEWS_{HO}$	0.04	0.02	0.04	0.04	0.04	0.02	0.05
MWS_{HE}	0.91	0.86	0.90	0.62	0.51	0.80	0.91
$SEWS_{HE}$	0.01	0.01	0.01	0.01	0.03	0.01	0.01
F_{IS}	0.09*	0.02	0.05*	0.01	0.02	0.02	0.05*

τN = total sample size; τN_A = total number of detected alleles; MN_A = mean number of detected alleles per sampled site; τN_{PA} = total number of private alleles; τAR = total allelic richness calculated across all samples and based on a minimum sample size of four diploid individuals; MWS_{HO} = mean within-sample observed heterozygosity; $SEWS_{HO}$ = standard error of within-sample observed heterozygosity; MWS_{HE} = Nei's mean non-biased within-sample expected heterozygosity; $SEWS_{HE}$ = standard error of within-sample expected heterozygosity; F_{IS} = total inbreeding coefficient

Table 14 : Pairwise θ_{ST} values (above diagonal) and mean pairwise D_{EST} across loci (below diagonal) between all 12 *Mya arenaria* samples. Values lying outside the 95% confidence interval of the mean variance over loci are indicated in bold font. See Table 8 for information on sample labels.

	E1	E2	E5	L3	L4	L6	P3	P5	P8	P10	A	SGSL
E1		-0.02	-0.01	0.00	0.01	-0.00	-0.01	0.01	-0.01	-0.00	0.00	0.01
E2	-0.08		-0.00	-0.00	-0.00	-0.01	-0.01	0.00	-0.00	-0.01	-0.00	0.00
E5	-0.02	0.03		0.04	0.01	0.01	-0.00	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02
L3	0.03	0.01	0.17		0.01	0.00	0.01	0.02	-0.01	0.02	0.01	0.01
L4	0.05	0.00	0.07	0.08		-0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	-0.00	-0.00
L6	0.01	-0.02	0.06	0.05	0.00		0.00	-0.00	0.00	0.00	-0.01	-0.00
P3	-0.02	-0.03	0.02	0.07	0.02	0.01		0.01	0.00	0.00	0.01	0.00
P5	0.08	0.06	0.11	0.12	0.03	0.02	0.08		0.00	-0.00	-0.00	0.01
P8	-0.01	-0.02	0.09	-0.04	0.05	0.02	0.00	0.03		0.01	0.00	0.01
P10	-0.02	-0.04	0.03	0.09	0.00	-0.01	0.04	0.01	0.03		-0.00	0.00
A	0.01	0.01	0.07	0.07	-0.03	-0.03	0.02	-0.02	0.01	-0.02		-0.00
SGSL	0.02	0.02	0.07	0.08	-0.02	-0.02	0.02	0.05	0.03	0.00	0.00	

of 0.999; $n = 21$). Values for H_O and $_{NB}H_E$ for both A and SGSL samples were generally within the range observed for all larval and post-larval samples (Table 9).

Within- and among-sample relatedness

As 64% of the mean pairwise relatedness coefficients ($_{IP}R_{XY}$) calculated within and among samples were situated between 0.06 and 0.10 (Table 11), we considered levels of kinship to be somewhere between first ($R_{XY} = 0.125$) and second cousins ($R_{XY} = 0.031$) (Falconer & Mackay 1996). These relatedness values have withdrawn overestimations of relatedness between 1.9 and 6.5 % using the TrioML estimator (Wang 2007) (Table 10). Furthermore, biases of TrioML were observed to be nearly absent for half-sibs ($R_{XY} = 0.250$) and full-sibs ($R_{XY} = 0.500$), two levels of kinship that were observed in the analyzed dataset (see below and Table 9). Therefore, evaluations of relatedness were considered relatively accurate and relevant.

Within-sample means of $_{IP}R_{XY}$ coefficients (Table 11) showed significantly higher levels of kin-aggregation than randomly grouped individuals in the E1, P8 and P10 samples. Among-group means of $_{IP}R_{XY}$ coefficients showed that 23.6% of samples were more significantly related to each other than randomly expected. Eight of these implicated the very first veliger larvae (E1) to be produced during the spawning season which was shown to be significantly more related than randomly expected with more than 80% of all samples.

Sibship assignment

A total of six full-sib (N_{FS}) and 406 half-sib (N_{HS}) dyads were found across samples (not including SGSL) (Table 9). All six full-sib pairs were exclusively observed in E samples: five in the first early veliger (E1) sample with a mean probability of 52% and one in the second early veliger (E2) sample with a probability of 100%. The mean percentage of individual pairings within a sample that share at least one parent (hereafter percentage of

sibship) was averaged across all 10 larval and post-larval cohorts and amounted to 16.1% while it amounted to 7.6% in the A sample.

Temporal variance in reproductive success

As the spawning season progressed, the mean number of breeders (N_b) responsible for producing larval samples fluctuated similarly for all ontogenic stages (i.e. E, L and P) with an approximate 1.7 fold increase from the first to the second time point and a subsequent decrease back to near original values from the second to the third time point (Table 9). The time period separating samples E1-L3, E2-L4 and E4-L5 is consistent with a mean pelagic larval duration of 10 to 35 days for *M. arenaria* (Shanks 2009). These corresponding samples showed similar mean values of N_b (Table 9).

DISCUSSION

Temporal genetic structure

The main goal of this study was to provide a detailed picture of the evolution of genetic diversity through larval ontogeny of *Mya arenaria* and to use molecular tools to define more clearly the mechanisms modulating recruitment. Furthermore, we wanted to assess whether we could observe the presence of genetic patchiness within the first stages of its life cycle. We confirmed the presence of the « *Partial Synchronized Spawning* » (PSS) strategy for this species in this environment with the observation of many spawning events and sequential pools of larvae (Table 8, Figures 21 and 22). For the first time, we demonstrated in a bivalve species that all larval pools issued from partial spawning were genetically homogeneous among themselves, throughout ontogeny and compared with the breeding population. A study involving three to four temporal samples of larval Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) collected at two different sampling sites over a single spawning pulse (7 to 11 days) showed two samples with significant genetic heterogeneity (Li & Hedgecock 1998). However, these individuals were not genotyped with highly polymorphic microsatellite markers but rather with single-strand conformational

polymorphisms (SSCP) with one common haplotype dominating 53 to 85% of all samples. Another difference is that they only observed larval Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) samples comprised of individuals in their first ontogenic stages of larval development and not from later stages such as new settlers and late surviving recruits.

Larval and post-larval kin-aggregation

While one would normally conclude from these abovementioned temporal genetic structure results that « *Sweepstakes Reproductive Success* » (SRS) did not govern the observed pattern of recruitment, assessments of mean pairwise relatedness both within and among samples have clearly suggested otherwise. In fact, evidence for variance in reproductive success was found in the form of significantly kin-aggregated samples of larvae and post-larvae in an overwhelming 30% of samples, in addition to having more than 22% of samples significantly related among each other. The observations of kin-aggregation, high relatedness or sibship in larval and post-larval pools are usually considered extreme cases of SRS (Hedgcock & Pudovkin 2011) but has only been reported for a small number of marine organisms, such as the hermaphroditic northern acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Veliz et al. 2006), the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Iacchei et al. 2013) and many different species of small reef fishes (Jones et al. 2005, Selkoe et al. 2006, Christie et al. 2010a, Horne et al. 2013). Our results are the first to observe patterns of kin-aggregation inside larval samples of a natural population of marine bivalve.

Larvae were only observed to be kin-aggregated inside the first early veliger sample (E1) and not in subsequent ones nor in any other late veliger sample (Table 11). This should have resulted from a small number of precocious breeders in the very beginning of the reproductive season. These breeders are likely to have been genetically representative of the whole population as no reduction in gene diversity and no differences in allelic frequencies were observed between E1 and adult reference samples. The fact that these closely related larvae stayed close to one another in the water column could be due to kin

recognition processes or to the presence of dispersal kernels (Siegel et al. 2003). However, the numbers of breeders (N_b) estimated with the effective population size (N_e) for E1 and all other veliger samples do not support this hypothesis. In fact, E1 was shown to have a fairly similar N_b than E5, L3 and L6 (Table 9).

Another possible explanation for the presence of larval kin-aggregation could be related to the increasing surface water temperature (Table 8) inducing temporal differences of reproductive behaviour throughout the spawning season. Such differences have already been described for other species of marine bivalves (e.g. Myrand et al. 2000, Cyr et al. 2007, Enriquez-Diaz et al. 2009). For example, sea scallops *Placopecten magellanicus* sampled in 1979, 1982 and 1984 showed differential degrees of spawning synchrony due to annual differences in environmental conditions (Langton et al. 1987). These observations suggested that depending on environmental conditions, breeders seemed capable of ensuring reproductive success by switching back and forth between evolutionary stable spawning strategies, showing « *Massive Synchronized Spawning* » (MSS) behaviors under certain conditions and longer protracted spawning behaviors under other conditions (Langton et al. 1987, Dukeman et al. 2005). It is thus possible that a very small fraction of precocious breeders opted for the alternative reproductive strategy of releasing their entire gonadic contents in one single MSS event, explaining why so many full-sibs were detected in earlier samples but not in subsequent samples. If true, these individuals would represent a minority of the breeding population since the temporal assessment of gonado-somatic indexes (GSI) clearly indicated the presence of partial spawning over a period of six weeks (-1 to 5 weeks post-FSE). More studies are however needed to investigate that hypothesis.

Larval retention

Our results clearly suggest the presence of *M. arenaria* larval retention in Bouctouche Bay. It is also clear that the very first partial spawn that occurred at the beginning of the season was the most successful in contributing to recruitment. More than 80% of all samples were significantly more related to the first batch of newly-spawned larvae (E1)

than randomly expected which included all post-larval samples collected throughout the season from P3 to P10. Only P8 and P10 showed significant levels of within-group kin-aggregation with mean pairwise relatedness values of approximately 0.085 compared with values of approximately 0.061 for P3 and P5. This suggests that few larvae produced during later spawning events actually survived until the recruitment stage determined at ten weeks post-FSE. This conclusion is also supported by the fact that P10 post-larval individuals were twice as large as all other post-larvae from P3, P5 and P8 and could not have been issued from recent spawns (Figure 23).

These results confirm the importance of the very first larval pool for shaping the local recruitment of this site in this spawning season. The optimal timeframe during which surviving recruits were produced was thus at the very beginning of the spawning season, suggesting that oceanographic conditions present during the first partial spawn likely played an important role in the recruitment success of resulting larvae. Such conditions may have included an optimal surface water temperature (Table 8), favourable trophic conditions and the relative absence of predators or lower competition for various important resources. It is also possible that the first gametes released by breeders in a spawning cycle are of better quality than those released later in the course of the cycle. The overall quality of lipid profiles in female eggs released during the course of a single reproductive cycle could potentially be interesting to assess in future studies.

In the absence of information concerning environmental variables or genetic markers potentially involved in selective processes, the evolution of *Mar5* allelic frequencies may provide interesting information on the potential role of selection in the studied system. *Mar5* was suggested to have selective properties in a previous study with allele 182 (bp) being mostly associated with colder environments like northern Gulf of St. Lawrence (GSL) and the allele 170 being mostly associated with warmer environments like Bouctouche Bay or southern GSL (St-Onge et al. 2013). As expected, and similarly to both adult reference samples, 90% of samples showed a dominance of allele 170 which was

present in more than 50% of genotypes. This result shows that *Mar5* genotypes did not seem to vary throughout ontogeny and that larvae resulted from already adapted breeders.

One of the main challenges still facing marine ecologists today is the quantification of larval dispersal between discrete benthic populations relatively to larval retention. These assessments are critical to improve recruitment models, increase our knowledge of marine population ecology and allow optimal selection of marine protected areas (Berglund et al. 2012). Several studies showed compelling evidence of larval retention with a wide variety of multidisciplinary and indirect methods such as physical modelling of surface currents linked with temporal variance in larval distributions (e.g. Lamare 1998, Morgan et al. 2009) and elemental fingerprinting (e.g. Becker et al. 2007). But as shown here, relatedness statistics between groups of larvae issued from the same reproductive cycle represent a more direct method for assessing the level of retention in a given marine system (Hedgecock 2010) and are likely to be of great use to conservation biologists wishing to properly establish marine protected areas (Palumbi 2004).

Importance for assessing relatedness

In a recent literature review, Hedgecock & Pudovkin (2011) enumerated several predictions of SRS consequences on the genetic population structure of highly fecund marine species: (1) the ratio of effective population size (N_e) to actual number of individuals in the population (N) should be extremely small ($N_e/N \ll 0.01$); (2) number of breeders and individual reproductive success should be variable within and among spawning periods; (3) random genetic drift should occur simultaneously with single recruitment cycles thus causing significant shifts in allelic frequencies among cohorts of recruits sampled within a given population; (4) genetic diversity of recruits such as allelic richness should be significantly lower than in the adult population of origin; and (5) in extreme cases, individuals within cohorts should be significantly more related to each other than in groups of randomly selected individuals originating from the same population.

Only the last four predictions were tested in this study as the actual number of individuals in the studied population (N) was not available and would have been very difficult to obtain. But highly fecund marine organisms with type III survivorship curves such as *M. arenaria* (Brousseau 1978a) typically have very low $N_e:N$ ratios. Out of the four tested predictions in this study, the third and fourth predictions seem to be untrue. However, the fact that the percentages of sibship observed in larval and post-larval samples were higher than those observed in adults (Table 9) still provides good evidence for the fourth prediction.

It seems somewhat paradoxical to have observed an absence of SRS due to temporal variations in allelic frequencies when such strong temporal relatedness patterns have proven the opposite (Hauser & Carvalho 2008). However, it can also only mean that connectivity can be limited on ecological timescales in places where gene flow was sufficient enough to have homogenized allelic frequencies over several thousands of generations (Hedgecock 2010). While the vast majority of marine invertebrate studies reporting an absence of SRS have based their conclusions on statistical analyses solely focused on the level of differentiation between samples, this study warrants the importance of looking at SRS from the opposite perspective: focusing on how much samples are actually related to each other (Hauser & Carvalho 2008, Hedgecock 2010). This approach should be useful in increasing detection limits of connectivity in broadcast-spawning marine invertebrate populations with homogenous allelic frequencies as well as give more insights on the factors responsible for recruitment.

CONCLUSION

This is the first time that such strong evidence for larval retention, larval kin-aggregation and larval sibship has ever been reported for a natural population of a marine bivalve and shows how much self-recruitment is important for the maintenance of marine invertebrate populations. Future studies are warranted to assess whether these patterns are consistent among years and among sampling sites. The overall lack of information in the

ecological literature regarding MSS and PSS strategies related to genetic structure also calls out for more empirical studies on the factors regulating their mechanisms.

ACKNOWLEDGEMENTS

Authors wish to thank the following people for their much appreciated help in the field and in the laboratory: Philippe Galipeau, Éric Parent, Éric Tremblay, Léophane Leblanc, Firmin Leblanc, Gilles Miron, Marie-Josée Abgrall, Chantal Gionet, Chantale Daigle, Iften Redjah, Gilles Courcy, Yves Lambert, Efflam Guillou, Jinliang Wang, Dany Garant, André Martel and the Kouchibouguac National Park of Canada. Authors would also like to thank all anonymous reviewers who commented on earlier drafts of the manuscript. This study was funded by the Aquaculture Collaborative Research and Development Program (ACRDP), the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the FQRNT network, Ressources Aquatiques Québec.

CHAPITRE 4

CONCLUSION

Les résultats obtenus dans cette thèse sont en accord avec l'hypothèse générale postulée en introduction. Il a clairement été démontré que les patrons de recrutement et de connectivité larvaire d'une population isolée de la mye commune (*Mya arenaria*) sont indépendants des patrons de connectivité observés à plus grande échelle. Ce constat a été réalisé suite à plusieurs étapes d'étude et d'analyse, incluant le développement d'une série de marqueurs microsatellites fortement polymorphes et spécifiques à *M. arenaria* (Chapitre 1), une analyse de la diversité génétique des populations de *M. arenaria* issues de sept écorégions marines (Chapitre 2) ainsi qu'une analyse de l'évolution temporelle de la diversité génétique des larves et des post-larves de *M. arenaria* produites lors d'un même cycle de reproduction dans la baie de Bouctouche, Nouveau-Brunswick (golfe du Saint-Laurent, Canada) (Chapitre 3).

La population de la baie de Bouctouche avec laquelle l'étude à faible échelle du Chapitre 3 fut réalisée appartient au groupe génétique distinct du Sud du Golfe du St-Laurent (SGSL) pour lequel une fréquence allélique uniforme a été observée de Tabusintac (Nouveau-Brunswick, Canada) à Ingonish Harbour (Nouvelle-Écosse, Canada). Le flux génique entre ces sites est donc suffisant pour prévenir la différenciation génétique causée par la dérive aléatoire. De plus, aucune différence de fréquence allélique n'a pu être détectée entre trois classes d'âge échantillonnées dans le site du Parc National Kouchibouguac du Canada (SGSL), suggérant une absence de microrépartition génétique entre les cycles annuels de reproduction ainsi qu'une stabilité temporelle au niveau de l'homogénéité génétique de la population. Les groupes de larves et de post-larves produits successivement dans la baie de Bouctouche au cours d'un même cycle de reproduction

n'ont également pas montré de patrons de microrépartition génétique ou de variance dans le succès reproducteur lorsqu'ils furent analysés à l'aide d'approches classiques (ex. Θ_{ST} par paires, H_O , H_E). À ce stade, ces résultats suggéraient alors que les patrons de connectivité et de flux génique observés à plus grande échelle étaient conservés lors du recrutement.

Toutefois, des patrons spécifiques de microrépartition génétique tels que l'agrégation familiale, la variance du succès reproducteur et la rétention larvaire ont clairement été démontrés lorsque les groupes ont été analysés au niveau de leur similarité parentale ou du coefficient moyen de parenté (R_{XY}). Ce phénomène a déjà été observé dans d'autres études, notamment pour une population du poisson *Stegastes partitus* (Christie et al. 2010a) et du crustacé *Panulirus interruptus* (Iacchei et al. 2013) pour lesquelles les analyses moléculaires de filiation ont montré un taux considérable de rétention larvaire, de recrutement local et de variance dans le succès reproducteur alors que les analyses de différenciation suggéraient plutôt le contraire.

Tout dépendamment du système océanique à l'étude, les analyses de différenciation et de parenté génétique d'un même jeu de données génotypiques peuvent arriver à des conclusions distinctes et indépendantes (Saenz-Agudelo et al. 2009, Christie et al. 2010a, Hedgecock 2010, Iacchei et al. 2013). Mais si l'homogénéité génétique demeure constante d'une échelle à une autre, les deux approches aboutissent toutefois aux mêmes conclusions (Domingues et al. 2011). Certaines des études qui se sont uniquement basées sur des hypothèses de différenciation génétique et qui suggéraient l'absence de microrépartition des cohortes annuelles de recrues (e.g. Flowers et al. 2002, Cassista & Hart 2007, Calderon et al. 2009) auraient pu arriver à des conclusions bien différentes si elles avaient aussi tenu compte du niveau de similarité parentale à l'intérieur des cohortes.

L'essor du domaine de la génétique des populations et l'amélioration des outils statistiques, technologiques et moléculaires (Hauser & Seeb 2008, Iacchei et al. 2013) induisent actuellement un changement de perceptions au niveau de plusieurs anciens concepts en écologie marine (Hauser & Carvalho 2008, Shanks & Shearman 2009). Ainsi,

les populations d'organismes marins étaient souvent présumées homogènes sur de très grandes distances en raison de leur fécondité importante et de leur potentiel de propagation (Hauser & Carvalho 2008). Les résultats présentés ici soulignent une fois de plus à quel point les patrons génétiques du recrutement et du maintien des populations dépendent fortement des processus écologiques survenant à petite échelle, et ce, malgré un flux génique important à plus grande échelle et une fréquence allélique conservée chez les recrues (e.g. David et al. 1997b, Andrade & Solferini 2007, Arnaud-Haond et al. 2008, Piggott et al. 2008, Wei et al. 2013a). Ces processus écologiques sont susceptibles de varier de façon importante à de faibles échelles temporelles (cycles annuels) compte tenu de la stochasticité des conditions environnementales et des particularités dynamiques de l'océan.

CONTRIBUTIONS ORIGINALES

Agrégation familiale

Cette thèse comporte plusieurs contributions originales au domaine de la connectivité des populations. Une des plus grandes contributions est celle d'avoir montré la présence d'agrégation familiale à l'intérieur d'un échantillon larvaire d'un bivalve ayant une phase pélagique de longue durée (10 à 35 jours). Il a été démontré que les larves véligères de *Mya arenaria* échantillonnées au tout début du cycle de reproduction à un point fixe dans la colonne d'eau (E1) étaient plus apparentées que l'on pourrait s'y attendre par la chance seulement avec une présence estimée de cinq relations de même fratrie et 49 relations de demi-fratrie.

À notre connaissance, ceci constitue la première étude qui rapporte ce phénomène chez une espèce de bivalve marin. Ce résultat suggère que les larves produites au début d'un cycle de recrutement sont issues d'un nombre de géniteurs beaucoup plus faible que le nombre de géniteurs disponibles dans la population. Ce nombre de géniteurs semblait représenter un échantillon représentatif des populations références d'adultes étant donné qu'aucune différence de diversité génétique ni de fréquence allélique n'ont été détecté entre

ces populations références et les échantillons de larves et de post-larves. Ceci indique également que ces larves produites de façon simultanée lors du même épisode de ponte peuvent se maintenir en agrégat dans la colonne d'eau et qu'elles sont susceptibles de rencontrer les mêmes conditions océanographiques (courants, température) tout au long de leur dérive larvaire.

Rétention larvaire

Les signatures d'agrégation familiale chez les larves disparaissent temporairement au cours du temps suite à une production supplémentaire de larves découlant de la ponte partielle. Par contre, cette signature d'agrégation est retrouvée à nouveau chez les post-larves une fois que le recrutement est terminé. Ceci constitue une nouveauté par rapport aux études réalisées chez les invertébrés marins puisque Veliz et al. (2006) ont seulement montré une présence d'agrégation familiale pour des groupes de larves de *Semibalanus balanoides* échantillonnés à un point fixe dans la colonne d'eau et non pour les post-larves. Pour leur part, Iacchei et al. (2013) ont seulement montré la présence d'agrégation familiale chez les recrues de *Panulirus interruptus* déjà établies depuis un bon nombre d'années. Quoique ces deux études fournissent une quantité considérable d'informations sur les processus parentaux impliqués durant la dérive larvaire, l'étude décrite au Chapitre 3 de cette thèse fait le lien entre les patrons d'agrégation pélagiques et benthiques. Ce lien suggère fortement la présence de rétention larvaire dans le système étudié, ce qui constitue le deuxième fait saillant de cette thèse.

Plusieurs études en sont arrivées à la conclusion que la rétention larvaire était très importante pour les processus de recrutement (e.g. Lamare 1998, Morgan et al. 2009, Morgan & Fisher 2010, Saenz-Agudelo et al. 2012, Wei et al. 2013a). Mais à notre connaissance, aucune n'a pu montrer de preuves aussi directes que celles rapportées dans le Chapitre 3. Le premier lot de larves produit au début de la saison de ponte était remarquablement apparenté à plus de 80% des autres échantillons, incluant tous les échantillons post-larvaires.

La baie de Bouctouche est un site possédant plusieurs caractéristiques favorables à la rétention des larves qui y sont produites, incluant une dune de sable de 12 km qui pourrait agir en tant que barrière importante à la dispersion. Les taux de renouvellement de biodiversité larvaire spécifique peuvent donner de bons indices quant au potentiel d'émigration larvaire d'une baie puisque ceux-ci sembleraient être fortement corrélés aux taux de sortie et de renouvellement de l'eau (Jessopp et al. 2007). L'étude du Chapitre 3 s'est déroulée à la jonction de la dune et du rivage (Figure 20) et cette configuration topographique laisse présager que ces taux de renouvellement sont faibles et que la rétention larvaire y est favorisée. De plus, la profondeur semble aussi jouer un rôle important dans ces taux de renouvellement de biodiversité larvaire (Jessopp et al. 2007). Comme la baie de Bouctouche est relativement peu profonde, elle se réchauffe rapidement durant la saison estivale, soit une augmentation de plus de 10 degrés de la fin-mai à la mi-juillet. Cette augmentation a d'ailleurs considérablement diminué la durée de la phase larvaire telle que révélé par la diminution de la taille à la métamorphose des individus recrutés à ce site ($237,2 \pm 2,3 \mu\text{m}$ à la fin mai et $228,4 \pm 3,2 \mu\text{m}$ à la mi-juillet) (Guillou 2013). Cette réduction de la durée larvaire a fort probablement contribué à réduire les opportunités d'émigration des larves et ainsi favoriser leur rétention dans la baie.

Ces résultats sont très importants pour le domaine de l'écologie larvaire puisqu'ils montrent à quel point la rétention peut jouer un rôle primordial dans le recrutement des bivalves et des invertébrés marins benthiques. Il sera donc dans l'intérêt pour les biologistes de conservation de la faune de bien intégrer ce concept afin d'améliorer leurs méthodes de gestion de la ressource et de protection des espèces. Par exemple, le Parc National Kouchibouguac du Canada (PNK) est un des rares parcs protégés par le gouvernement fédéral canadien qui peut octroyer des permis de pêche pour la mye commune. Cette pêche est toutefois sous étroite surveillance. Les écologistes du parc effectuent un monitoring annuel de l'abondance de la mye dans chacune des battures du parc afin de s'assurer que le recrutement naturel est suffisant pour contrebalancer les effets de la pêche. Au début des années 2000, les stocks ont atteint un seuil critique et en absence d'information sur l'état de la connectivité des populations de cette espèce dans le PNK, les

écologistes ont opté pour une fermeture temporaire de la pêche pour quelques années afin de permettre aux populations de se rétablir de façon naturelle (Léophane Leblanc, communication personnelle). De plus, puisque la topographie de la dune de Bouctouche est dynamique et changeante, certains craignent la formation de brèches qui pourraient potentiellement mettre en péril l'industrie ostréicole d'huîtres américaines *Crassostrea virginica* qui se pratique à l'intérieur de la baie. Cette pratique ostréicole est caractérisée par une récolte de naissains produites par les adultes en élevage dans les cages flottantes.

Fenêtre écologique du recrutement

Puisque les contenus gonadiques des géniteurs au site de Bouctouche se sont épuisés de façon simultanée avec l'observation d'un important gradient temporel de conditions océanographiques, il a été possible de tenter une association entre le succès reproducteur et les conditions environnementales. Tel que mentionné plus haut, ce sont les larves E1 qui étaient les plus apparentées aux post-larves P8 et P10. Les larves présentes dans l'échantillon E1 sont fort probablement toutes nées entre le 19 et le 29 mai 2010, le 19 mai étant la date du « *Premier Événement de Ponte* » (FSE). Selon une méthode de rétro-calcul basée sur la taille du prodissoconche II (PII) du même premier lot de post-larves (P3) qui s'est fixé dans l'année 2010 à Bouctouche et d'une estimation préalable du taux de croissance larvaire et post-larvaire, Guillou (2013) a pu estimer la date exacte de la ponte des individus échantillonnés en E1 au 21 mai 2010 ainsi que la date exacte de leur fixation au 5 juin 2010.

Le troisième fait saillant de cette thèse est donc le fait d'avoir pu identifier la fenêtre écologique optimale durant laquelle les activités reproductrices des géniteurs ont produit la majorité des recrues qui allaient survivre au recrutement. Les données de Guillou (2013) sont particulièrement intéressantes puisqu'elles permettent d'identifier les conditions océanographiques présentes lors de la dérive larvaire qui ont fort probablement eu un rôle important à jouer dans le succès du recrutement. Par exemple, la température moyenne de surface ressentie par les larves entre la date de ponte et la date de fixation était de $14,9 \pm$

0,1 °C alors que la taille à la métamorphose (PII) était de $237,2 \pm 2,3 \mu\text{m}$ (Guillou 2013). Ces valeurs représentent la température la plus faible et la taille à la métamorphose les plus élevées qui furent enregistrées durant toute la période associée aux pontes partielles. Ceci suggère donc l'existence d'une fenêtre écologique optimale pour le recrutement ce qui vient grandement supporter les fondations de la théorie de la « *Loterie du Succès Reproducteur* » (SRS) (Hedgecock, 1982, 1994, Hedgecock & Pudovkin 2011). Par contre, il est important de remarquer que l'abondance la plus élevée de jeunes larves véligères pendant les 13 semaines de monitoring fut observée une semaine après le FSE (Table 8). Il est donc possible que le succès de recrutement associé à ce temps de ponte soit dû à une production plus accrue de recrues potentielles (e.g. Underwood & Fairweather 1989). Ceci indiquerait que le succès de recrutement observé à ce moment soit plutôt lié aux conditions environnementales présentes lors de la gamétogenèse et de la ponte qu'aux conditions environnementales lors du développement larvaire.

Évolution de la diversité génétique durant l'ontogenèse larvaire

Le protocole expérimental utilisé au Chapitre 3 constitue un quatrième fait saillant de cette thèse par son originalité et par l'absence relative de son utilisation dans la littérature scientifique. La méthode utilisée fut conçue autour de la réalisation d'un monitoring hebdomadaire de l'abondance et de la diversité génétique des larves de *M. arenaria* produites pendant un même cycle de reproduction et séparées selon leur stade ontogénique.

Cette thèse comprend donc une des premières études en écologie marine larvaire qui adopte cette stratégie en milieu naturel afin d'étudier la variabilité génétique durant l'ontogenèse. À notre connaissance, Kordos & Burton (1993) ont été les premiers à réaliser un tel monitoring temporel avec le crabe bleu *Callinectes sapidus*. Pour leur part, Li & Hedgecock (1998) ont échantillonné les larves de l'huître Pacifique (*Crassostrea gigas*) à l'intérieur de la colonne d'eau de façon séquentielle, c'est-à-dire à trois reprises sur une période de sept jours dans la baie de Quilcene (Washington, États-Unis) et à quatre reprises

sur une période de 11 jours dans la baie de Dobob (Washington, États-Unis). Chacun de ces échantillons représentait un stade ontogénique distinct puisque les huîtres résidant à ces sites semblaient avoir effectué une ponte « *Ponte Massive Synchronne* » (MSS) plutôt qu'une ponte « *Ponte Partielle Synchronne* » (PSS). Une autre étude similaire impliquant plusieurs échantillons larvaires issus d'un même cycle de reproduction fut également publiée plus récemment chez le crabe vert *Carcinus maenas* (Domingues et al. 2011). D'autres études en condition de laboratoire ont pour leur part tenté de déterminer les gènes responsables de la mortalité larvaire sous plusieurs scénarios différents et applicables au domaine de l'écloserie et de l'aquaculture (e.g. Génard et al. 2011, 2012). L'absence relative de ce genre d'études dans la littérature scientifique est fort probablement dû au fait qu'il est difficile d'échantillonner et d'identifier les larves en milieu naturel (Levin 2006) en plus d'extraire leur ADN génomique avec succès (Zhan et al. 2008a). C'est d'ailleurs la raison pour laquelle de nouvelles méthodes permettant l'analyse génétique des larves sont constamment en développement (Larsen et al. 2005, 2007, Le Goff-Vitry et al. 2007ab, Sawada et al. 2008, Zhan et al. 2008ab).

Structure génétique des populations à grande échelle

Afin de pouvoir bien étudier la génétique associée au processus du recrutement à petite échelle, il était d'abord primordial de bien comprendre l'état de la structure génétique des populations à l'échelle d'une bonne partie de la distribution naturelle de l'espèce modèle choisie. Les résultats allaient permettre de mieux comprendre quels sont les facteurs ayant modulé le flux génique des populations de *M. arenaria* depuis des milliers de générations. En utilisant une série de sept marqueurs microsatellites et un total de 22 échantillons provenant de sept écorégions marines, cette thèse a réussi à montrer pour la première fois une structure génétique importante chez la mye commune, représentant donc la cinquième contribution majeure de cette thèse.

Au total, six groupes génétiquement distincts furent détectés (Figure 14). Ceux-ci se résument au (1) Nord du Golfe du Saint-Laurent (GSL), (2) Sud du GSL, (3) Îles-de-la-

Madeleine, (4) Bas du Canada Atlantique, (5) Côtes Américaines et (6) Europe du Nord. De plus, un patron de colonisation et d'expansion de l'espèce de Chesapeake Bay jusqu'au GSL a été révélé en raison d'un gradient latitudinal de la richesse allélique. Ce gradient coïncide fortement avec le retrait des glaces durant l'époque Tardiglaciaire (Maggs et al. 2008) et l'absence relative des coquilles de *M. arenaria* dans les dépôts coquilliers de Baie-Comeau, Québec (GSL, Canada) provenant de cette époque (Bernatchez et al. 1999). Cette thèse a clairement montré que les patrons d'expansion post-glaciaire, l'isolation par la distance, les barrières au flux génique ainsi que l'adaptation locale sont tous des facteurs ayant un rôle important à jouer dans la structure génétique des populations de la mye commune dans la province biogéographique des zones « *Tempérées Froides de l'Atlantique Nord-Ouest* » (CTNA).

Cape Cod a souvent été une région pointée comme étant une zone de transition importante dans la structure génétique des organismes marins (e.g. Wares 2002, Schmidt et al. 2008, Strasser & Barber 2009). Les résultats des barrières au flux génique semblent en arriver à la même conclusion et ce, malgré la présence du groupe génétiquement distinct des Côtes Américaines. Les probabilités d'appartenance des individus à ce groupe augmentent de plus de 50% de New York à Chesapeake Bay (Table 6).

Une des constatations que l'on peut facilement tirer de cette thèse est que les limites géographiques associées aux groupes génétiques correspondent beaucoup mieux avec le régime de température de surface présent lors du début de la saison de ponte (Figure 24) qu'avec les limites géographiques qui caractérisent les écorégions marines (Spalding et al. 2007). Il se pourrait aussi que la diversité génétique plus faible observée dans le nord du GSL soit dû à une sélection causée par les conditions hivernales. La carte de la température de surface océanique présentée dans la Figure 24 montre également à quel point les conditions océanographiques peuvent être similaires au niveau de plusieurs écorégions marines, mais également différentes à l'intérieur d'une même écorégion, comme par exemples, l'écorégion du GSL ou celle du Golfe du Maine / Baie de Fundy.

Marqueurs microsatellites

Une sixième contribution que cette thèse amène au domaine de l'écologie de la mye commune est le développement d'une série de huit marqueurs microsatellites fortement polymorphes et spécifiques à cette espèce. Les Chapitres 2 et 3 n'auraient pas été possibles sans avoir préalablement développé ces marqueurs.

En 2011, ceux-ci représentaient les huit premiers marqueurs microsatellites développés et publiés pour cette espèce de bivalve marin. En 2012, sept marqueurs microsatellites additionnels furent développés par une équipe provenant du *Musée National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa* situé à Bucharest, Roumanie (Krapal et al. 2012). Ces

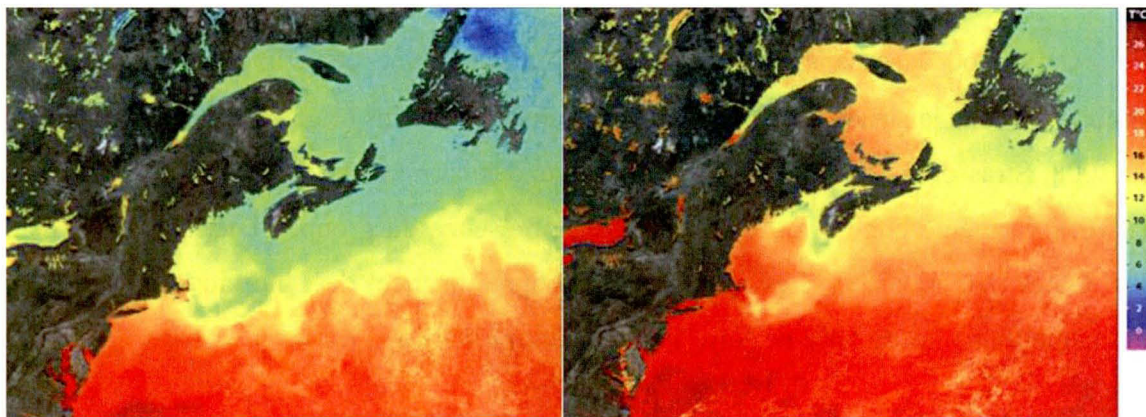


Figure 24 : Cartes géographiques de la province biogéographique des zones « *Tempérées Froides de l'Atlantique Nord-Ouest* » (CTNA) montrant la distribution de températures océaniques de surface A) le 1^{er} juin 2010 et B) le 1^{er} juillet 2010. Extraite et modifiée du Ministère des Pêches et Océans Canada (mpo.gc.ca).

derniers microsatellites n'ont toutefois pas été utilisés dans le cadre de cette thèse étant donné que les individus étaient déjà tous génotypés au moment de la sortie de leur publication.

Par contre, les marqueurs développés et utilisés ici se sont avérés suffisants pour étudier la structure génétique des populations, autant à l'échelle de leur distribution globale (macrostructure génétique) qu'à très petite échelle pour des analyses de parenté génétique (microstructure génétique). L'utilisation de ces marqueurs ont d'ailleurs permis une détection de structure génétique à grande échelle où d'autres marqueurs tels les allozymes (Morgan et al. 1978, Lasota et al. 2004), le *COI* (Strasser & Barber 2009) et le *ITS-1* ribosomal (Caporale et al. 1997) n'ont pu en trouver. Ceci montre à quel point les marqueurs microsatellites polymorphes peuvent être grandement utiles dans l'étude de la structure génétique des populations (Selkoe & Toonen 2006).

Les marqueurs microsatellites représentent un des types de marqueurs disponibles les plus performants pour inférer des relations familiales entre individus puisqu'ils fournissent de l'information à un unique locus, sont co-dominants, sont habituellement hypervariables, représentent de courtes séquences d'ADN et sont facilement amplifiables (Selkoe et al. 2006, Pemberton 2008, Jones et al. 2010). Il est toutefois primordial que les études de parentalité utilisant des analyses moléculaires de filiation ou les analyses de reconstruction de fratrie soient réalisées à l'aide d'un nombre élevé d'outils moléculaires de qualité suffisante afin de prévenir une surestimation des relations familiales entre les individus (Pemberton 2008, Jones et al. 2010). Par contre, étant donné l'ampleur des défis technologiques associés au développement de ces outils ainsi qu'à la réalité biologique du système étudié, il peut parfois être très difficile de rencontrer les conditions optimales au niveau de la disponibilité d'un bon nombre de marqueurs de haute qualité. Dans cette thèse, et plus particulièrement dans le Chapitre 3, un total de sept marqueurs microsatellites ont été utilisés dont cinq (*Mar1*, *Mar3*, *Mar4*, *Mar7* and *Mar8*) pouvant être considérés comme étant fortement polymorphes (i.e. 77 à 83% d'hétérozygosity attendue) et deux autres (*Mar5* and *Mar6*) pouvant être considérés comme étant peu ou modérément polymorphes (i.e. 48 à 62% d'hétérozygosity attendue) (Table 13). Malgré son niveau de polymorphisme modéré, le locus *Mar5* s'est avéré très utile dans le Chapitre 2, son exclusion des analyses statistiques ayant considérablement réduit le nombre de groupes génétiques de moitié (Figure 14).

La procédure d'assignation de la fratrie à qui fut choisie dans le cadre du Chapitre 3 pour inférer la relation parentale entre les individus faisant partie d'un même échantillon fut celle de Wang & Santure (2009), basée sur une méthode de probabilité maximale et mise en évidence dans le logiciel COLONY (Jones & Wang 2010a). Cette procédure semble être assez robuste dans les cas où le nombre de marqueurs utilisés est plutôt faible. Par exemple, suite à une simulation d'une base de données, l'utilisation de seulement six marqueurs a montré des résultats où la vraie valeur de la relation familiale était comprise à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95% dans 98,7% des cas (Wang & Santure 2009). De telles méthodes de probabilité maximale sont toutefois moins précises lorsqu'une base de données construite à partir d'un faible nombre de groupes familiaux ou d'une faible structure familiale est analysée (Almudevar 2007, Jones & Wang 2010b), ce qui est typique de plus grandes populations de reproducteurs comme celles de *Mya arenaria*.

En ce qui a trait à l'estimateur TrioML (Wang 2007) utilisé dans le Chapitre 3, les simulations montrent qu'il semble généralement bien estimer la vraie valeur parentale entre deux individus. Par exemple, chez le type de relation « premier cousin » (vrai $R_{XY} = 0.125$), les biais de TrioML calculés à partir (1) d'un faible nombre de marqueurs ($n = 10$) comprenant chacun huit allèles distinctes et une distribution allélique de type Dirichlet et (2) de marqueurs montrant un niveau de polymorphisme variable (i.e. entre quatre et 64 allèles distincts) se situaient dans les alentours de 2% seulement. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus suite à une simulation avec le logiciel COANCESTRY réalisée à l'aide de la base de données du Chapitre 3, c'est-à-dire un biais de 1,9% chez les individus de type « premier cousin » (Table 10).

Compte tenu du faible nombre de marqueurs fortement polymorphes utilisés dans le cadre de cette thèse, les tests statistiques qui furent choisis pour analyser les bases de données étaient les meilleurs disponibles (Wang 2007, 2009, Wang & Santure 2009). Toutefois, les résultats obtenus auraient sûrement bénéficié d'une plus grande précision si un plus grand nombre de marqueurs avaient été utilisés. L'essor récent des nouvelles méthodes de séquençage de prochaine génération permettrait également dans le futur de

développer un plus grand nombre de marqueurs ce qui pourrait par la suite augmenter l'efficacité des méthodes d'assignation parentale et la précision des résultats.

Un des huit marqueurs (*Mar2*) n'a pas été utilisé dans cette thèse puisque sa température d'hybridation était de 54°C. Cette température ne cadrerait pas avec aucun des deux multiplexes, *MuxMar1* ayant une température d'hybridation de 51°C (*Mar1*, *Mar3*, *Mar4*, *Mar6* et *Mar8*) et *MuxMar2* en ayant une de 56°C (*Mar5*, *Mar7*). Les cinq marqueurs possédant une température d'hybridation de 51°C se sont avérés plus difficilement amplifiables au niveau des échantillons larvaires qui possédaient une plus faible quantité et qualité d'ADN, ce qui a particulièrement été le cas avec les marqueurs *Mar1* et *Mar8*. Par contre, la température d'hybridation plus élevée de 56°C chez *Mar5* et *Mar8* permettait une amplification plus stable et plus fidèle et la grande majorité des larves a donc pu être génotypée chez ces deux marqueurs.

Mar5

Un dernier fait saillant de cette thèse est d'avoir fait la découverte et la description du marqueur *Mar5*. Celui-ci s'est avéré particulièrement important au niveau de la structure génétique à grande échelle, surtout au niveau de la détection possible d'adaptation locale dans la région du GSL. Il est fort possible que ce tétranucléotide soit étroitement lié à un gène faisant l'objet d'une sélection. Ceci est surprenant, étant donné que les marqueurs microsatellites sont généralement reconnus comme étant des marqueurs neutres (Selkoe & Toonen 2006). L'allèle 170 bp dominait dans chacune des populations appartenant au groupe génétique Sud du GSL alors que l'allèle 182 bp dominait dans celles appartenant au groupe génétique Nord du GSL (Figure 19). Ces observations suggèrent une adaptation locale de *M. arenaria* à l'échelle du GSL, fort probablement gouvernée par d'importants gradients de conditions océanographiques que l'on y retrouve comme la température de surface, reconnue pour jouer un grand rôle dans la structure des populations (Belanger et al. 2012, Wei et al. 2013b).

De plus, trois groupes génétiquement distincts furent détectés en moins suite à l'exclusion de *Mar5* des analyses, montrant encore une fois l'influence particulière de ce marqueur. Par contre, l'étude réalisée sur un cycle complet de reproduction au site de Bouctouche n'a pas montré une différence de fréquence allélique entre les stades ontogéniques chez le locus *Mar5* étant donné que la fréquence allélique des adultes géniteurs montrait déjà une prédominance de l'allèle 170 bp. Une analyse en laboratoire serait toutefois intéressante à réaliser pour déterminer les facteurs potentiels affectant ces génotypes de *Mar5*.

PERSPECTIVES D'ETUDES

Agrégation familiale chez les larves et post-larves

Les résultats obtenus dans cette étude montrant l'agrégation familiale chez les larves et post-larves sont d'une grande importance pour les domaines de l'écologie, la connectivité et la dispersion larvaire puisqu'ils serviront de tremplin ou de base scientifique sur lesquels d'autres études pourront s'inspirer. Par exemple, réduire l'intervalle d'échantillonnage pourrait non seulement valider la présence d'agrégation familiale, mais pourrait aussi résulter en un protocole expérimental plus approprié pour étudier la dispersion larvaire à très courte échelle et comprendre comment les signatures génétiques d'agrégation familiale (IPR_{XY}) se diluent et se diffusent dans l'espace et le temps.

La colonne d'eau pourrait donc être échantillonnée à chaque cycle de marée sur toute la durée du développement larvaire (environ 15 jours) plutôt que d'échantillonner la colonne d'eau de façon hebdomadaire sur toute la durée du cycle de reproduction. Ceci permettrait alors de bien pouvoir quantifier le taux de dilution des signatures génétiques d'agrégation familiale se reliant essentiellement à une augmentation du nombre de géniteurs participant à la reproduction. De plus, il serait intéressant de déterminer si un site d'étude possède plusieurs signatures génétiques distinctes distribuées dans l'espace. La

colonne d'eau pourrait alors être échantillonnée à trois endroits supplémentaires, notamment à 1m, 5m et 10m d'un point de référence.

Ce protocole pourrait aussi facilement être renchéri lors de la première journée d'échantillonnage afin de déterminer s'il y a présence de diffusion de la signature génétique dans l'espace et donc pouvoir discerner le sens général dans lequel s'effectue la dispersion larvaire. Ceci pourrait être réalisé en échantillonnant la colonne d'eau selon trois différentes composantes spatio-temporelles (1) aux mêmes distances d'un point de référence mentionnées plus haut, (2) à chaque heure pour un total de 6 heures, et (3) de façon circulaire au point de référence (0° , 90° , 180° et 270°) ($n = 30$).

Rétention larvaire

La baie de Bouctouche est située à 30 km du PNK et présente un écosystème très similaire avec de nombreuses dunes de sable, des bassins peu profonds et une même variété d'environnements hydrosédimentaires (LeBlanc & Miron 2006). Il est donc fort probable que le phénomène de rétention larvaire chez *M. arenaria* soit également observé à l'intérieur du PNK. Mais ceci demeure tout de même à être validé par l'entremise de recherches supplémentaires. Certaines études ont montré que la distribution spatiale des recrues sur les plages intertidales dépendait fortement du site d'étude (Knights et al. 2006, LeBlanc & Miron 2006, Vassiliev et al. 2010, Landry & Miron 2011) et de l'environnement hydrosédimentaire (St-Onge & Miron 2007). C'est pourquoi les processus liés au recrutement sont aussi susceptibles de différer d'un site à un autre soulignant l'importance de reprendre cette étude afin de vérifier si le phénomène de la rétention larvaire peut également être observé ailleurs.

Fenêtre écologique optimale pour le recrutement

Il serait aussi intéressant de reprendre la même étude réalisée dans le cadre du Chapitre 3 au niveau de différents sites d'échantillonnage et de cycles de reproduction. Ces études permettraient de déterminer si la fenêtre écologique optimale pour la production de

larves demeure toujours la même ou si elle a plutôt tendance à changer selon le site, l'année et l'abondance larvaire. Il serait aussi intéressant d'effectuer un monitoring simultané de la concentration de nourriture disponible à l'intérieur de la colonne d'eau afin de déterminer si la fenêtre écologique détectée à l'aide des mesures d'abondance larvaire et de microstructure génétique peut également être corrélée avec la présence optimale des conditions trophiques (Toupoint et al. 2012a).

Évolution génétique durant l'ontogenèse

Le protocole du Chapitre 3 s'est déroulé sur une période de 13 semaines consécutives afin de pouvoir couvrir la totalité du cycle de reproduction et ainsi s'assurer que chacune des pontes partielles soit échantillonnée. Le site de Bouctouche ne fut pas le seul site échantillonné lors de cette saison estivale de 2010 (Guillou 2013) et c'est donc pour cette raison que la colonne d'eau fut seulement échantillonnée de façon hebdomadaire. Une meilleure compréhension des processus génétiques reliés au développement larvaire serait possible si, encore une fois, l'intervalle d'échantillonnage était réduit à quelques jours seulement.

Un monitoring larvaire temporel en milieu naturel avec des marqueurs génétiques pouvant avoir un rôle potentiel dans l'ontogenèse et le succès du recrutement pourrait contribuer à une meilleure étude des facteurs biotiques et abiotiques associés aux processus d'adaptation locale chez les populations d'invertébrés. Le simple fait que l'on puisse séparer les larves par stade ontogénique permettrait de bien évaluer la sélection, i.e. si certains génotypes sont plus fréquents à la fin de l'ontogenèse ou si les génotypes dépendent de certaines conditions environnementales présentes durant l'ontogenèse. Ceci ferait contraste à d'autres protocoles se limitant à une comparaison d'un stade ontogénique unique avec un groupe de post-larves déjà fixées afin d'évaluer les différences génotypiques causées par la fixation larvaire (e.g. Schmidt & Rand 2001). Mais le taux de mortalité est très élevé lors du développement larvaire (Pechenik & Levine 2007, Pedersen et al. 2008) et l'étude de l'évolution des génotypes entre les différents stades ontogéniques

pourrait pointer vers les processus génétiques importants pour le développement larvaire en milieu naturel *et ceteris paribus* de la fixation et de la survie post-larvaire.

Par exemple, un protocole expérimental pourrait être réalisé en conditions naturelles et de laboratoire permettant de déterminer si les génotypes de *Mar5* varient en fonction des gradients océanographiques afin de mieux comprendre les facteurs affectant le succès du recrutement ou de l'adaptation locale des recrues. Plusieurs stocks différents d'adultes géniteurs pourraient être utilisés soit un provenant du Nord du GSL, un autre du Sud du GSL et un autre du Bas Canada Atlantique. Ce protocole pourrait inclure l'utilisation d'une série de marqueurs ayant déjà été associés à des processus sélectifs chez d'autres invertébrés marins, comme, par exemples, les allozymes « mannose phosphate isomérase » (*Mpi*) ou « glucose phosphate isomérase » (*Gpi*) (e.g. Elderkin & Klerks 2001, Schmidt & Rand 2001, Dufresne et al. 2002, Penney & Hart 2002, Veliz et al. 2004, Caponera & Rawson 2008). D'autres marqueurs allozymes potentiellement importants chez la mye commune sont aussi fournis dans Morgan et al. (1978) et Lasota et al. (2004). Les données génotypiques de ces marqueurs pourraient être corrélées avec (1) celles du marqueur *Mar5* afin de tenter d'identifier le gène avec lequel il est étroitement lié, (2) celles des autres microsatellites qui agiraient comme marqueurs contrôles neutres, et (3) une grande variété de variables océanographiques présentes durant le développement larvaire (e.g. température de surface, salinité, environnement hydro-sédimentaire, quantité de nourriture, oxygène dissout, turbulence, dessiccation).

Structure génétique à grande échelle

Les résultats de la structure génétique à grande échelle seront grandement importants pour les prochaines études impliquant la mye commune, que celles-ci soient au niveau de leur physiologie, leur écologie ou leur comportement. La mye commune représente une espèce faisant l'objet de plusieurs études multidisciplinaires, notamment en ce qui a trait à l'écotoxicologie (e.g. Blaise et al. 2002, Gagne et al. 2006, Pellerin & Amiard 2009), l'étude de la résistance aux toxines causées par les marées rouges (e.g. Bricelj et al. 2005,

Connell et al. 2007), l'étude de la néoplasie hémique (e.g. Delaporte et al. 2008ab, Siah et al. 2008ab, Pariseau et al. 2011) ainsi que l'ensemencement de juvéniles pour les activités aquacoles (e.g. Beal & Kraus 2002, Congleton et al. 2003, Beal 2006, St-Onge & Miron 2007, St-Onge et al. 2007, Redjah et al. 2010). Les prochaines recherches réalisées dans ces domaines devront donc porter une attention particulière au stock génétique utilisé (Gaffney 2006) et déterminer si les variables étudiées varient en fonction des groupes génétiquement distincts.

L'étude du Chapitre 2 fut réalisée à l'aide d'échantillons qui ne couvraient qu'une partie de la distribution naturelle de l'espèce. Quoique la plus vieille souche phylogéographique de la mye commune se situe à l'intérieur du CTNA (MacNeil 1965, Strasser 1999, Powers et al. 2006, Strasser & Barber 2009), sa distribution naturelle s'étend également jusqu'en Europe (e.g. Günther 1992, Maximovich & Guerassimova 2003, Conde et al. 2011, Krapal et al. 2012), en Alaska (e.g. Powers et al. 2006) et en Asie du sud-est (e.g. Ponurovskii & Kolotukhina 2000). La mye est d'ailleurs considérée à certains de ces endroits comme étant invasive (e.g. Lasota et al. 2004, Powers et al. 2006, Conde et al. 2011, Krapal et al. 2012) montrant que son expansion à ces endroits est relativement récente. Certaines régions à l'intérieur du CTNA susceptibles de représenter des populations pivots au niveau de la structure génétique des populations de la mye commune ont également été ignorées dans le Chapitre 2. Parmi celles-ci, nous pouvons inclure les populations de la baie des Chaleurs (GSL), de la Péninsule Gaspésienne (GSL), du nord de Terre-Neuve et Labrador (GSL), du golfe du Maine, i.e. entre le sud de l'état du Maine et Cape Cod (Massachusetts, États-Unis), et finalement entre la baie de Chesapeake (Maryland, États-Unis) et l'état du New York (États-Unis). Il serait donc grandement intéressant d'augmenter le nombre d'échantillons provenant de chacune de ces régions afin de pouvoir bien comprendre le rythme d'invasion et de colonisation de ces espèces. Un projet de recherche est d'ailleurs déjà entamé au *Musée National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa* de Bucharest (Roumanie) (Dr. Luis Popa, communication personnelle) et inclura des échantillons provenant de cette thèse ainsi que des échantillons provenant d'un peu partout en Europe, notamment de la Mer Noire.

Une analyse phylogéographique génétique plus approfondie permettrait aussi de mieux comprendre l'expansion historique du genre *Mya* spp. (Macneil 1965, Strasser 1999) et pourrait inclure d'autres espèces moins connues telles la mye tronquée subtidale *M. truncata* (e.g. Amaro et al. 2005) et *M. uzenensis* retrouvée dans le Nord-Est de la Russie (e.g. Ponurovskii & Kolotukhina 2000). Petersen (1999) a également suggéré l'existence de plusieurs espèces reliées à la mye commune dans la région du Groënland, notamment *M. pseudoarenaria*, *M. eideri*, *M. neoovata* et *M. neouddevallensis*.

Amélioration des concepts de biorégionalisation marine

Il serait aussi important de revoir les concepts de délimitations des écorégions marines afin de les rendre plus pertinentes les données océanographiques comme la température de surface, les données d'abondance et de biodiversité (Chabot et al. 2007), mais également avec la structure génétique des populations des organismes marins qui y résident. La température de surface a d'ailleurs été ciblée comme étant le facteur majeur régissant la structure génétique des populations chez plusieurs organismes marins benthiques (Belanger et al. 2012, Wei et al. 2013b). Il semble d'ailleurs avoir une forte corrélation entre la température de surface présente dans le CTNA au début du mois de juin 2010 (Figure 24a) et les limites géographiques des six groupes génétiquement distincts de la mye commune rapportés au Chapitre 2. La température s'est aussi avérée comme étant le facteur principal modulant le développement et la croissance larvaire au site de Bouctouche (Guillou 2013), montrant alors une fois de plus la grande importance des premiers stades ontogéniques dans l'établissement de la structure génétique des populations des invertébrés marins benthiques.

Ponte partielle

Il existe une très grande variété de stratégies de reproduction dans le monde des invertébrés marins et cette thèse a tenté de faire la lumière sur une d'entre elles, c'est-à-dire la stratégie PSS chez les bivalves marins. Cette stratégie est caractérisée par plusieurs

épisodes de relâchement de gamètes par un même individu étalés sur un seul cycle de reproduction et est représenté graphiquement par une chute graduelle de GSI. Cette stratégie est adoptée chez plusieurs espèces de bivalves (e.g. Joaquim et al. 2008, Thompson et al. 2012) et peut même être utilisée en alternance avec d'autres types de stratégies comme la MSS (Langton et al. 1987, Park et al. 1999, Dukeman et al. 2005). Malheureusement, les différentes stratégies de libération des gamètes en lien avec la structure génétique et le succès de recrutement sont encore très méconnues dans le domaine de l'écologie benthique et méritent d'être beaucoup mieux définies. Une meilleure caractérisation de celles-ci en milieu naturel permettrait d'évaluer et de comparer leurs avantages adaptatifs et évolutifs respectifs (Crimaldi 2012). Par exemple, il serait intéressant de déterminer s'il existe une variabilité annuelle et individuelle du taux de synchronisation de libération des gamètes et si cette variabilité peut être reliée à certaines variables environnementales comme la température, les marées ou les conditions trophiques présentes dans le milieu (e.g. de Goeij & Honkoop 2003).

CONCLUSION

En somme, cette thèse a montré que les patrons de microstructure génétique sont indépendants des patrons de macrostructure génétique chez la mye commune (*Mya arenaria*). Les résultats obtenus dans ces études seront d'une grande importance pour la biologie et l'écologie de l'espèce, mais surtout pour la meilleure compréhension des processus affectant la connectivité des populations à des échelles spatiales et temporelles contrastées. Plus de recherches seront nécessaires afin de montrer que les processus observés à petite échelle spatiale peuvent être également applicables pour d'autres sites d'étude, années d'échantillonnage et espèces d'invertébrés benthiques à phase de dispersion larvaire. Il est donc suggéré que les prochaines études portant sur les patrons de microrépartition génétique, la « *Loterie du Succès Reproducteur* » (SRS) ou la diversité génétique temporelle utilisent chacune de ces approches contrastées afin d'obtenir un portrait complet de la structure génétique présente dans le système à l'étude (Hedgecock

2010, Iacchei et al. 2013) et ainsi améliorer les modèles de dispersion larvaire et les méthodes d'implantation de zones marines de protection (Palumbi 2004).

ANNEXE A

Table A1 : Allelic frequencies of the *Mar1* microsatellite locus for all 22 *Mya arenaria* sampling sites (see Table 2 for more information on population labels).

Locus <i>Mar1</i>												
Allele	G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11
199	0.00	0.00	0.01	0.01	0.06	0.01	0.01	0.09	0.05	0.05	0.04	0.03
205	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
207	0.03	0.00	0.00	0.01	0.05	0.04	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
209	0.00	0.00	0.06	0.01	0.02	0.04	0.03	0.00	0.01	0.02	0.00	0.01
211	0.03	0.00	0.01	0.09	0.02	0.04	0.00	0.02	0.00	0.03	0.00	0.06
213	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.05	0.00	0.02	0.01	0.03
215	0.03	0.02	0.03	0.04	0.03	0.07	0.09	0.02	0.05	0.03	0.01	0.04
217	0.05	0.10	0.11	0.13	0.09	0.08	0.09	0.09	0.08	0.14	0.09	0.10
219	0.45	0.21	0.20	0.09	0.11	0.17	0.07	0.16	0.14	0.14	0.09	0.13
221	0.03	0.17	0.04	0.10	0.06	0.04	0.03	0.00	0.01	0.03	0.00	0.04
223	0.00	0.05	0.01	0.04	0.05	0.00	0.28	0.14	0.11	0.08	0.13	0.13
225	0.15	0.00	0.10	0.11	0.09	0.04	0.07	0.08	0.07	0.05	0.12	0.10
227	0.13	0.12	0.09	0.09	0.17	0.08	0.06	0.06	0.04	0.02	0.03	0.07
229	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.01
231	0.00	0.02	0.04	0.00	0.05	0.10	0.06	0.05	0.03	0.02	0.04	0.01
233	0.08	0.29	0.14	0.17	0.13	0.11	0.13	0.14	0.28	0.20	0.28	0.13
235	0.03	0.02	0.09	0.04	0.00	0.00	0.01	0.03	0.04	0.08	0.09	0.03
237	0.00	0.00	0.01	0.04	0.02	0.00	0.03	0.03	0.00	0.02	0.03	0.03
239	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.00	0.02	0.00	0.00
241	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
253	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
259	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
261	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
267	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
269	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
277	0.03	0.00	0.03	0.01	0.00	0.11	0.01	0.02	0.05	0.03	0.03	0.04
279	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00
281	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
283	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
287	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
N	20	21	35	35	32	36	34	32	37	32	34	35

Table A1 : *continued*

Locus <i>Mar1</i>											
Allele	G12	G13	S1	M1	M2	M3	V1	V2	O1	E1	Overall
199	0.02	0.03	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0316
205	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
207	0.00	0.01	0.02	0.00	0.03	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.0108
209	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.05	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0150
211	0.02	0.06	0.02	0.05	0.10	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.0250
213	0.00	0.00	0.03	0.00	0.03	0.05	0.00	0.16	0.03	0.00	0.0208
215	0.11	0.04	0.05	0.14	0.07	0.00	0.08	0.11	0.08	0.00	0.0516
217	0.05	0.04	0.17	0.23	0.10	0.09	0.21	0.04	0.18	0.03	0.0982
219	0.06	0.11	0.02	0.00	0.10	0.14	0.17	0.14	0.15	0.17	0.1323
221	0.06	0.06	0.03	0.18	0.10	0.23	0.13	0.13	0.33	0.17	0.0707
223	0.21	0.20	0.11	0.09	0.07	0.05	0.17	0.06	0.10	0.27	0.1057
225	0.08	0.07	0.12	0.09	0.07	0.00	0.04	0.04	0.00	0.10	0.0765
227	0.02	0.14	0.14	0.05	0.10	0.09	0.08	0.03	0.03	0.13	0.0774
229	0.03	0.00	0.05	0.05	0.03	0.00	0.04	0.07	0.03	0.00	0.0158
231	0.05	0.03	0.00	0.00	0.03	0.09	0.00	0.10	0.05	0.00	0.0374
233	0.13	0.07	0.05	0.09	0.03	0.14	0.00	0.01	0.00	0.00	0.1298
235	0.06	0.03	0.00	0.00	0.00	0.05	0.04	0.01	0.00	0.00	0.0324
237	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0116
239	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0033
241	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.0033
253	0.00	0.00	0.02	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0017
259	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03	0.00	0.0025
261	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0017
267	0.00	0.00	0.02	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0017
269	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
277	0.03	0.10	0.03	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0316
279	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0050
281	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.0033
283	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
287	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
N	31	35	33	11	15	11	12	35	20	15	601

Table A2 : Allelic frequencies of the *Mar3* microsatellite locus for all 22 *Mya arenaria* sampling sites (see Table 2 for more information on population labels).

Locus <i>Mar3</i>														
Allele	G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12	
143	0.18	0.18	0.24	0.19	0.09	0.14	0.26	0.17	0.15	0.13	0.16	0.14	0.18	
145	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00	
147	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
151	0.13	0.09	0.04	0.11	0.05	0.06	0.12	0.17	0.05	0.16	0.13	0.14	0.06	
153	0.03	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.03	0.01	0.01	0.02	
155	0.00	0.02	0.03	0.06	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
157	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	
159	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
161	0.08	0.18	0.11	0.16	0.08	0.06	0.15	0.09	0.12	0.11	0.09	0.11	0.16	
163	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
165	0.00	0.02	0.01	0.03	0.05	0.00	0.00	0.03	0.00	0.03	0.03	0.03	0.03	
167	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
169	0.13	0.07	0.10	0.10	0.13	0.13	0.07	0.20	0.16	0.06	0.09	0.17	0.05	
171	0.08	0.02	0.03	0.01	0.03	0.17	0.07	0.08	0.14	0.13	0.07	0.11	0.10	
173	0.38	0.32	0.26	0.24	0.34	0.35	0.24	0.19	0.30	0.28	0.28	0.24	0.31	
175	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	
177	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.03	0.01	0.02	0.01	0.02	0.01	0.01	0.05	
179	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
181	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
183	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
185	0.00	0.02	0.01	0.04	0.02	0.01	0.03	0.02	0.00	0.02	0.06	0.00	0.00	
187	0.03	0.05	0.09	0.04	0.06	0.01	0.00	0.03	0.04	0.02	0.03	0.00	0.02	
189	0.00	0.00	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
191	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
193	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	
195	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
199	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
215	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
N	20	22	35	35	32	36	34	32	37	32	34	35	31	

Table A2 : *continued*

Locus <i>Mar3</i>		SI	MI	ME	M3	V1	V2	O1	E1	Overall
Allele	G13									
143	0.17	0.17	0.05	0.03	0.17	0.00	0.03	0.15	0.30	0.1548
145	0.00	0.00	0.14	0.00	0.04	0.00	0.00	0.08	0.07	0.0091
147	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.04	0.01	0.00	0.00	0.0025
151	0.04	0.09	0.09	0.17	0.08	0.04	0.14	0.03	0.20	0.0985
153	0.00	0.00	0.00	0.13	0.08	0.11	0.04	0.00	0.20	0.0224
155	0.01	0.02	0.00	0.07	0.04	0.23	0.24	0.10	0.00	0.0364
157	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.08	0.03	0.00	0.03	0.0058
159	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.11	0.05	0.00	0.0091
161	0.10	0.09	0.14	0.00	0.08	0.04	0.04	0.08	0.00	0.0993
163	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
165	0.00	0.02	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0157
167	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
169	0.06	0.06	0.00	0.07	0.17	0.00	0.00	0.18	0.10	0.0977
171	0.10	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0646
173	0.41	0.26	0.23	0.23	0.08	0.08	0.00	0.10	0.03	0.2492
175	0.01	0.03	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0066
177	0.04	0.05	0.00	0.07	0.00	0.19	0.01	0.13	0.00	0.0281
179	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0017
181	0.00	0.00	0.05	0.07	0.04	0.04	0.06	0.00	0.00	0.0091
183	0.00	0.05	0.05	0.00	0.04	0.00	0.09	0.03	0.00	0.0141
185	0.01	0.05	0.05	0.03	0.13	0.08	0.04	0.05	0.03	0.0265
187	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	0.04	0.06	0.00	0.00	0.0281
189	0.00	0.02	0.00	0.03	0.00	0.04	0.06	0.00	0.00	0.0083
191	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0025
193	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
195	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
199	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.0017
215	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.0017
N	35	33	11	15	12	13	35	20	15	604

Table A3 : Allelic frequencies of the *Mar4* microsatellite locus for all 22 *Mya arenaria* sampling sites (see Table 2 for more information on population labels).

Locus <i>Mar4</i>														
Allele	G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12	
175	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.01	0.00	0.02	
181	0.23	0.30	0.34	0.29	0.55	0.13	0.17	0.19	0.34	0.23	0.28	0.14	0.29	
183	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.05	
187	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.02	0.01	0.03	0.00	
189	0.23	0.14	0.13	0.07	0.02	0.18	0.14	0.03	0.07	0.06	0.06	0.06	0.08	
191	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
201	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	
203	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.03	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	
205	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	
207	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	
209	0.00	0.00	0.03	0.01	0.02	0.03	0.05	0.09	0.07	0.09	0.07	0.07	0.03	
211	0.03	0.00	0.00	0.01	0.02	0.06	0.05	0.03	0.00	0.03	0.04	0.06	0.02	
213	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.01	0.05	0.00	0.03	0.00	
215	0.03	0.02	0.03	0.00	0.05	0.01	0.02	0.06	0.03	0.02	0.01	0.01	0.02	
217	0.03	0.00	0.03	0.14	0.00	0.03	0.00	0.02	0.03	0.03	0.01	0.06	0.00	
219	0.00	0.07	0.00	0.01	0.03	0.08	0.00	0.03	0.04	0.05	0.04	0.07	0.02	
221	0.00	0.00	0.06	0.06	0.00	0.04	0.02	0.02	0.03	0.03	0.00	0.00	0.00	
223	0.00	0.05	0.06	0.07	0.08	0.01	0.09	0.06	0.04	0.02	0.09	0.06	0.08	
225	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.02	0.03	0.00	0.03	0.00	0.02	
227	0.00	0.09	0.06	0.03	0.05	0.04	0.02	0.05	0.05	0.02	0.00	0.01	0.02	
229	0.00	0.07	0.03	0.04	0.00	0.01	0.02	0.00	0.05	0.00	0.03	0.03	0.03	
231	0.08	0.11	0.06	0.11	0.02	0.03	0.00	0.03	0.01	0.02	0.06	0.01	0.03	
233	0.03	0.02	0.00	0.03	0.00	0.01	0.03	0.06	0.01	0.08	0.03	0.06	0.08	
235	0.00	0.00	0.03	0.03	0.02	0.03	0.08	0.03	0.01	0.05	0.01	0.01	0.06	
237	0.05	0.00	0.03	0.01	0.00	0.04	0.06	0.02	0.01	0.00	0.01	0.04	0.02	
239	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.03	0.02	0.00	0.05	0.01	0.01	0.02	
241	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.02	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	
243	0.00	0.00	0.01	0.01	0.02	0.00	0.00	0.02	0.04	0.00	0.03	0.03	0.02	

Table A3 : *continued*

Locus <i>Mar4</i>		G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12
Allele		G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12
245		0.03	0.00	0.01	0.01	0.00	0.01	0.02	0.06	0.00	0.02	0.03	0.01	0.02
247		0.07	0.02	0.01	0.03	0.10	0.00	0.02	0.03	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02
249		0.05	0.05	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00
251		0.03	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.03	0.00	0.01	0.00
253		0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.03	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00
255		0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.03	0.00	0.00	0.01	0.01	0.02
257		0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
259		0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00
261		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00
263		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
265		0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
267		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
269		0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00
271		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
273		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.02	0.00	0.01	0.00
275		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
277		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
281		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
285		0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
291		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00
299		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
N		20	22	33	35	31	36	33	32	37	32	34	35	31

Table A3 : *continued*

Locus <i>Mar4</i>										
Allele	G13	S1	M1	M2	M3	V1	V2	O1	E1	Overall
175	0.01	0.13	0.00	0.13	0.08	0.08	0.00	0.05	0.00	0.0200
181	0.36	0.42	0.59	0.37	0.17	0.31	0.04	0.15	0.20	0.2679
183	0.04	0.00	0.00	0.00	0.04	0.15	0.00	0.03	0.13	0.0175
187	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.0141
189	0.07	0.08	0.05	0.03	0.00	0.04	0.03	0.00	0.00	0.0757
191	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
201	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0017
203	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0092
205	0.04	0.03	0.05	0.03	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.0100
207	0.01	0.02	0.00	0.03	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0067
209	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0333
211	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.0208
213	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.0100
215	0.03	0.02	0.00	0.03	0.04	0.04	0.04	0.03	0.00	0.0241
217	0.00	0.02	0.00	0.03	0.04	0.00	0.04	0.15	0.00	0.0308
219	0.04	0.02	0.05	0.03	0.04	0.08	0.06	0.00	0.00	0.0349
221	0.01	0.02	0.00	0.07	0.00	0.00	0.03	0.05	0.10	0.0233
223	0.11	0.02	0.05	0.07	0.13	0.08	0.00	0.08	0.00	0.0549
225	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.10	0.03	0.0158
227	0.06	0.00	0.00	0.03	0.17	0.04	0.04	0.05	0.00	0.0349
229	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.09	0.00	0.00	0.0250
231	0.00	0.03	0.05	0.00	0.08	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0333
233	0.03	0.05	0.05	0.03	0.04	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0308
235	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00	0.04	0.03	0.03	0.00	0.0266
237	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.01	0.03	0.00	0.0191
239	0.01	0.02	0.05	0.00	0.00	0.00	0.04	0.03	0.03	0.0175
241	0.01	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.07	0.03	0.00	0.0116
243	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.04	0.10	0.13	0.0200

Table A3 : *continued*

Locus <i>Mar4</i>										
Allele	G13	S1	M1	M2	M3	V1	V2	O1	E1	Overall
245	0.01	0.02	0.00	0.00	0.04	0.00	0.04	0.03	0.03	0.0183
247	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.0216
249	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0075
251	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.09	0.00	0.00	0.0125
253	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0058
255	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0067
257	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0033
259	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0050
261	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
263	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0017
265	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0033
267	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0025
269	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
271	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0025
273	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
275	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0017
277	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0017
281	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
285	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0017
291	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
299	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
<i>N</i>	35	32	11	15	12	13	35	20	15	601

Table A4 : Allelic frequencies of the *Mar5* microsatellite locus for all 22 *Mya arenaria* sampling sites (see Table 2 for more information on population labels).

Locus <i>Mar5</i>		G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12
Allele														
162	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
166	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
170	0.13	0.18	0.23	0.24	0.25	0.25	0.54	0.51	0.56	0.53	0.61	0.61	0.56	0.42
174	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
178	0.03	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01	0.03	0.00	0.04	0.00	0.02	0.00	0.00
182	0.60	0.43	0.43	0.40	0.41	0.41	0.19	0.22	0.23	0.26	0.25	0.23	0.24	0.31
186	0.00	0.00	0.01	0.00	0.03	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03
190	0.18	0.25	0.24	0.17	0.17	0.17	0.18	0.19	0.16	0.12	0.06	0.12	0.14	0.21
194	0.00	0.02	0.00	0.04	0.03	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
198	0.00	0.05	0.07	0.04	0.03	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00
202	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00
206	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
210	0.03	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.03	0.00	0.02	0.01	0.00
214	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00
218	0.03	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00
222	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
226	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
230	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
234	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
238	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
242	0.00	0.02	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
246	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
250	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
254	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
258	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
262	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
266	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
270	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
N	20	22	35	35	32	32	36	34	32	37	32	33	35	31

Table A4 : *continued*

Locus <i>Mar5</i>												
Allele	G13	S1	M1	M2	M3	V1	V2	O1	E1	Overall		
162	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008		
166	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0017		
170	0.46	0.35	0.09	0.23	0.25	0.08	0.14	0.10	0.10	0.3686		
174	0.00	0.05	0.00	0.10	0.00	0.00	0.03	0.05	0.00	0.0108		
178	0.03	0.03	0.00	0.03	0.13	0.00	0.08	0.05	0.00	0.0216		
182	0.21	0.21	0.45	0.30	0.38	0.42	0.23	0.35	0.33	0.3028		
186	0.00	0.00	0.14	0.13	0.21	0.12	0.08	0.10	0.03	0.0258		
190	0.19	0.08	0.09	0.03	0.00	0.08	0.09	0.10	0.13	0.1456		
194	0.04	0.09	0.05	0.03	0.00	0.04	0.11	0.00	0.00	0.0225		
198	0.00	0.11	0.09	0.10	0.00	0.08	0.08	0.03	0.17	0.0341		
202	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.0050		
206	0.00	0.03	0.05	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0042		
210	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.10	0.00	0.0125		
214	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.08	0.00	0.03	0.00	0.0067		
218	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.0075		
222	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.0025		
226	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.0042		
230	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008		
234	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.0017		
238	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.02	0.00	0.00	0.0033		
242	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.02	0.00	0.00	0.0042		
246	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008		
250	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.05	0.07	0.0075		
254	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.0017		
258	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008		
262	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008		
266	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008		
270	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.0008		
N	35	33	11	15	12	13	33	20	15	601		

Table A5 : Allelic frequencies of the *Mar6* microsatellite locus for all 22 *Mya arenaria* sampling sites (see Table 2 for more information on population labels).

Locus <i>Mar6</i>													
Allele	G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12
241	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00
243	0.58	0.77	0.73	0.73	0.69	0.63	0.74	0.70	0.80	0.73	0.66	0.77	0.63
245	0.28	0.11	0.21	0.10	0.23	0.10	0.06	0.06	0.00	0.08	0.06	0.03	0.11
247	0.15	0.11	0.06	0.17	0.08	0.26	0.19	0.20	0.18	0.16	0.28	0.19	0.24
249	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
259	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.03	0.00	0.01	0.02
275	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
N	20	22	35	35	32	36	34	32	37	32	34	35	31

Allele	G13	S1	M1	M2	M3	V1	V2	O1	E1	Overall
241	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
243	0.70	0.62	0.50	0.57	0.42	0.46	0.50	0.53	0.53	0.6614
245	0.11	0.23	0.41	0.20	0.42	0.15	0.10	0.23	0.20	0.1325
247	0.19	0.14	0.09	0.23	0.08	0.27	0.33	0.23	0.27	0.1879
249	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.04	0.00	0.00	0.0041
259	0.00	0.02	0.00	0.00	0.08	0.08	0.01	0.03	0.00	0.0108
275	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0008
N	35	33	11	15	12	13	35	20	15	604

Table A6 : Allelic frequencies of the *Mar7* microsatellite locus for all 22 *Mya arenaria* sampling sites (see Table 2 for more information on population labels).

Locus <i>Mar7</i>		G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12
Allele	N	20	22	35	35	32	36	34	32	37	32	34	35	31
173		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
181		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
183		0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.03	0.00	0.04	0.01	0.02
185		0.05	0.05	0.04	0.04	0.06	0.06	0.09	0.02	0.11	0.09	0.06	0.03	0.03
187		0.10	0.07	0.06	0.04	0.14	0.03	0.03	0.06	0.07	0.03	0.10	0.03	0.03
189		0.08	0.09	0.06	0.04	0.05	0.29	0.22	0.23	0.26	0.28	0.15	0.29	0.21
191		0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.03	0.04	0.02	0.01	0.03	0.02
193		0.00	0.00	0.04	0.03	0.00	0.03	0.06	0.00	0.00	0.00	0.04	0.06	0.00
195		0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
197		0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
199		0.03	0.05	0.13	0.19	0.22	0.01	0.01	0.06	0.05	0.09	0.09	0.04	0.10
201		0.03	0.07	0.03	0.04	0.11	0.04	0.03	0.02	0.01	0.02	0.00	0.01	0.00
203		0.25	0.27	0.21	0.23	0.13	0.31	0.31	0.28	0.23	0.28	0.38	0.27	0.29
205		0.10	0.09	0.13	0.14	0.09	0.13	0.15	0.11	0.07	0.06	0.04	0.13	0.21
207		0.08	0.07	0.06	0.01	0.03	0.03	0.01	0.09	0.04	0.08	0.03	0.04	0.05
209		0.00	0.05	0.03	0.03	0.02	0.01	0.00	0.00	0.03	0.00	0.01	0.00	0.02
211		0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
213		0.20	0.14	0.14	0.19	0.08	0.03	0.01	0.08	0.05	0.03	0.01	0.03	0.03
215		0.05	0.05	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03	0.00
217		0.03	0.00	0.01	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
219		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00
221		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
223		0.00	0.00	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
227		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
N		20	22	35	35	32	36	34	32	37	32	34	35	31

Table A6 : *continued*

Locus <i>Mar7</i>										
Allele	G13	S1	M1	M2	M3	V1	V2	O1	E1	Overall
173	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0008
181	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0008
183	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0091
185	0.06	0.03	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0455
187	0.00	0.08	0.05	0.07	0.13	0.00	0.01	0.00	0.20	0.0555
189	0.13	0.08	0.09	0.10	0.04	0.00	0.00	0.05	0.00	0.1407
191	0.03	0.06	0.05	0.00	0.08	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0207
193	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0174
195	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
197	0.01	0.05	0.05	0.07	0.00	0.15	0.01	0.13	0.00	0.0157
199	0.07	0.17	0.36	0.27	0.25	0.15	0.19	0.13	0.53	0.1209
201	0.04	0.03	0.05	0.07	0.00	0.08	0.09	0.05	0.10	0.0381
203	0.31	0.23	0.05	0.17	0.13	0.19	0.23	0.45	0.07	0.2541
205	0.14	0.14	0.18	0.03	0.04	0.08	0.07	0.00	0.07	0.1051
207	0.03	0.06	0.09	0.10	0.08	0.08	0.19	0.18	0.00	0.0604
209	0.01	0.03	0.05	0.07	0.00	0.12	0.06	0.03	0.00	0.0215
211	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0066
213	0.07	0.05	0.00	0.03	0.04	0.12	0.01	0.00	0.00	0.0621
215	0.03	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0116
217	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.0058
219	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
221	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0017
223	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0033
227	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.0008
N	35	33	11	15	12	13	35	20	15	604

Table A7 : Allelic frequencies of the *Mar8* microsatellite locus for all 22 *Mya arenaria* sampling sites (see Table 2 for more information on population labels).

Locus	<i>Mar8</i>												
Allele	G1	G2	G3	G4	N1	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12
180	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00
192	0.15	0.14	0.10	0.11	0.13	0.10	0.09	0.11	0.09	0.13	0.09	0.09	0.06
194	0.00	0.02	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
198	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
200	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.01	0.00
202	0.00	0.14	0.13	0.09	0.03	0.06	0.10	0.05	0.07	0.11	0.06	0.07	0.05
204	0.03	0.00	0.01	0.01	0.06	0.04	0.10	0.08	0.07	0.03	0.03	0.03	0.05
206	0.05	0.00	0.00	0.01	0.03	0.03	0.00	0.00	0.03	0.02	0.01	0.01	0.05
208	0.00	0.02	0.04	0.00	0.02	0.00	0.03	0.08	0.03	0.08	0.04	0.01	0.08
210	0.05	0.02	0.03	0.06	0.06	0.06	0.04	0.06	0.07	0.06	0.06	0.04	0.03
212	0.15	0.07	0.07	0.06	0.05	0.43	0.12	0.14	0.07	0.13	0.04	0.10	0.02
214	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.03	0.01	0.02	0.01	0.02	0.00	0.01	0.05
216	0.00	0.00	0.04	0.03	0.06	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02
218	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
220	0.20	0.31	0.24	0.26	0.27	0.04	0.19	0.13	0.16	0.19	0.16	0.14	0.19
222	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.01	0.00	0.02	0.03	0.00	0.01	0.00	0.02
224	0.13	0.12	0.23	0.19	0.10	0.01	0.04	0.16	0.11	0.13	0.28	0.16	0.13
226	0.08	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.02	0.01	0.02	0.01	0.03	0.02
228	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.07	0.01	0.05	0.03	0.02	0.03	0.09	0.03
230	0.15	0.07	0.06	0.13	0.08	0.03	0.13	0.03	0.19	0.05	0.06	0.10	0.10
232	0.03	0.02	0.00	0.01	0.03	0.01	0.01	0.03	0.01	0.00	0.04	0.03	0.03
234	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
236	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
238	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
240	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
242	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
244	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
248	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
250	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
254	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.04	0.02	0.01	0.02	0.00	0.03	0.00
256	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
258	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
260	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
N	20	21	35	35	31	36	34	32	37	32	34	35	31

Table A7 : *continued*

Locus <i>Mar8</i>										
Allele	G13	S1	M1	M2	M3	V1	V2	O1	E1	Overall
180	0.00	0.00	0.03	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0050
192	0.17	0.16	0.14	0.17	0.30	0.35	0.21	0.45	0.07	0.1386
194	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
198	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0033
200	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.03	0.05	0.00	0.0075
202	0.07	0.05	0.05	0.00	0.00	0.00	0.03	0.03	0.00	0.0609
204	0.07	0.03	0.05	0.00	0.10	0.00	0.06	0.10	0.00	0.0451
206	0.00	0.13	0.05	0.00	0.00	0.12	0.03	0.03	0.00	0.0250
208	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.03	0.00	0.0267
210	0.01	0.02	0.05	0.03	0.05	0.00	0.00	0.00	0.10	0.0417
212	0.11	0.13	0.09	0.13	0.05	0.04	0.03	0.05	0.23	0.1068
214	0.04	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.03	0.03	0.07	0.0167
216	0.04	0.05	0.00	0.17	0.00	0.12	0.01	0.00	0.00	0.0225
218	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.01	0.00	0.00	0.0050
220	0.16	0.14	0.14	0.17	0.05	0.08	0.09	0.03	0.03	0.1611
222	0.03	0.00	0.05	0.03	0.00	0.04	0.03	0.00	0.00	0.0125
224	0.21	0.11	0.32	0.17	0.15	0.00	0.13	0.03	0.13	0.1369
226	0.00	0.02	0.00	0.07	0.05	0.00	0.03	0.00	0.27	0.0242
228	0.00	0.05	0.00	0.03	0.05	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0242
230	0.04	0.06	0.05	0.03	0.05	0.15	0.03	0.18	0.07	0.0826
232	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.0184
234	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0017
236	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0017
238	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.0025
240	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.03	0.00	0.0083
242	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.0017
244	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.0025
248	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
250	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
254	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0083
256	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0025
258	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
260	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0008
N	35	32	11	15	10	13	35	20	15	599

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBRIGHT, R. et C. LANGDON. 2011. « Ocean acidification impacts multiple early life history processes of the Caribbean coral *Porites astreoides* ». *Global Change Biology*, volume 17, numéro 7, pp. 2478-2487.
- ALMUDEVAR, A. 2007. « A graphical approach to relatedness inference ». *Theoretical Population Biology*, volume 71, pp.213-229.
- AMARO, T., G. DUINEVELD, et P. TYLER. 2005. « Does *Mya truncata* reproduce at its southern distribution limit? Preliminary information ». *Journal of Shellfish Research*, volume 24, numéro 1, pp. 25-28.
- ANDRADE, S.C.S. et V.N. SOLFERINI. 2007. « Fine-scale genetic structure overrides macro-scale structure in a marine snail: nonrandom recruitment, demographic events or selection? ». *Biological Journal of the Linnean Society*, volume 91, numéro 1, pp. 23-36.
- ANDRE, C., P.R. JONSSON, et M. LINDEGARTH. 1993. « Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders - the role of hydrodynamics and larval behaviour ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 97, numéro 2, pp. 183-192.
- ARCHAMBAULT, P., P.V.R. SNELGROVE, J.A.D. FISHER, J.M. GAGNON, D.J. GARBARY, M. HARVEY, E.L. KENCHINGTON, V. LESAGE, M. LEVESQUE, C. LOVEJOY, D.L. MACKAS, C.W. MCKINDSEY, J.R. NELSON, P. PEPIN, L.

- PICHE, et M. POULIN. 2010. « From sea to sea: Canada's three oceans of biodiversity ». *Plos One*, volume 5, numéro 8, doi.10.1371/journal.pone.0012182.
- ARMONIES, W. 1996. « Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: Byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography ». *Journal of Sea Research*, volume 35, numéro 4, pp. 323-334.
- ARMONIES, W. et M. HELLWIG-ARMONIES. 1992. « Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles ». *Netherlands Journal of Sea Research*, volume 29, numéro 4, pp. 371-378.
- ARNAUD-HAOND, S., V. VONAU, C. ROUXEL, F. BONHOMME, J. PROU, E. GOYARD, et P. BOUDRY. 2008. « Genetic structure at different spatial scales in the pearl oyster (*Pinctada margaritifera cumingii*) in French Polynesian lagoons: beware of sampling strategy and genetic patchiness ». *Marine Biology*, volume 155, numéro 2, pp. 147-157.
- AUCCOIN, F., S. DOIRON, et M. NADEAU. 2004. *Guide d'échantillonnage et d'identification des larves d'espèces à intérêt maricole*. Guide Publication G005. Québec (Québec, Canada) : Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, 73 p.
- AYATA, S.D., P. LAZURE, et E. THIEBAUT. 2010. « How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic) ». *Progress in Oceanography*, volume 87, numéro 1-4, pp. 18-36.

- AYRE, D.J. et S. DUFTY. 1994. « Evidence for restricted gene flow in the viviparous coral *Seriatopora hystrix* on Australia's Great Barrier Reef ». *Evolution*, volume 48, numéro 4, pp. 1183-1201.
- BAEZ, M., Y.G. DE SEVEREYN, et H. SEVEREYN. 2005. « Reproductive cycle of *Geukensia demissa* (Bivalvia : Mytilidae) on a beach at Nazaret, El Mojan, Zulia State, Venezuela ». *Ciencias Marinas*, volume 31, numéro 1A, pp. 111-118.
- BAGUETTE, M., S. BLANCHET, D. LEGRAND, V.M. STEVENS, et C. TURLURE. 2013. « Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks ». *Biological Reviews*, volume 88, numéro 2, pp. 310-326.
- BAKER, P., J.D. AUSTIN, B.W. BOWEN, et S.M. BAKER. 2008. « Range-wide population structure and history of the northern quahog (*Merceneria merceneria*) inferred from mitochondrial DNA sequence data ». *Ices Journal of Marine Science*, volume 65, numéro 2, pp. 155-163.
- BAKER, S.M. et R. MANN. 1994. « Description of metamorphic phases in the oyster *Crassostrea virginica* and effects of hypoxia on metamorphosis ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 104, numéro 1-2, pp. 91-99.
- BALL, A.O. et R.W. CHAPMAN. 2003. « Population genetic analysis of white shrimp, *Litopenaeus setiferus*, using microsatellite genetic markers ». *Molecular Ecology*, volume 12, numéro 9, pp. 2319-2330.
- BANKS, S.C., M.P. PIGGOTT, J.E. WILLIAMSON, U. BOVE, N.J. HOLBROOK, et L.B. BEHEREGARAY. 2007. « Oceanic variability and coastal topography shape

genetic structure in a long-dispersing sea urchin ». *Ecology*, volume 88, numéro 12, pp. 3055-3064.

BARBER, B.J., J.S. FAJANS, S.M. BAKER, et P. BAKER. 2005. « Gametogenesis in the non-native green mussel, *Perna viridis*, and the native scorched mussel, *Brachidontes exustus*, in Tampa Bay, Florida ». *Journal of Shellfish Research*, volume 24, numéro 4, pp. 1087-1095.

BARCIA, A.R., G.E. LOPEZ, D. HERNANDEZ, et E. GARCIA-MACHADO. 2005. « Temporal variation of the population structure and genetic diversity of *Farfantepenaeus notialis* assessed by allozyme loci ». *Molecular Ecology*, volume 14, numéro 10, pp. 2933-2942.

BARKER, F.K., J.J. BELL, S.M. BOGDANOWICZ, S.L. BONATTO, F. CEZILLY, S.M. COLLINS, C. DUBREUIL, M.J. DUFORT, C. ERAUD, R. FUSEYA, E.A. HEAP, N. JACOBSEN, M. MADDERS, R. MCEWING, A.P. MICHEL, F. MOUGEOT, R.S. OGDEN, L.C. ORANTES, A.S. OTHMAN, E. PARENT, P. PULIDO-SANTACRUZ, R. RIOUX-PARE, M.F. ROBERTS, R. ROSAZLINA, T. SAKAMOTO, P.S. DE-LEON, J.M. SEVIGNY, P. ST-ONGE, J. TERRAUBE, R.E. TINGAY, R. TREMBLAY, S. WATANABE, R.A. WATTIER, et C. MOL
ECOLOGY RESOURCES PRIMER DEV. 2011. « Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources Database 1 June 2011-31 July 2011 ». *Molecular Ecology Resources*, volume 11, numéro 6, pp. 1124-1126.

BAYNE, B.L. 1965. « Growth and delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.) ». *Ophelia*, volume 2, numéro 1, pp. 1-47.

- BEAL, B.F. 2006. « Biotic and abiotic factors influencing growth and survival of wild and cultured individuals of the softshell clam (*Mya arenaria* L.) in eastern Maine ». *Journal of Shellfish Research*, volume 25, numéro 2, pp. 461-474.
- BEAL, B.F. et M.G. KRAUS. 2002. « Interactive effects of initial size, stocking density, and type of predator deterrent netting on survival and growth of cultured juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in eastern Maine ». *Aquaculture*, volume 208, numéro 1-2, pp. 81-111.
- BEAUMONT, M.A. et R.A. NICHOLS. 1996. « Evaluating loci for use in the genetic analysis of population structure ». *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, volume 263, numéro 1377, pp. 1619-1626.
- BECKER, B.J., F.J. FODRIE, P.A. MCMILLAN, et L.A. LEVIN. 2005. « Spatial and temporal variation in trace elemental fingerprints of mytilid mussel shells: a precursor to invertebrate larval tracking ». *Limnology and Oceanography*, volume 50, numéro 1, pp. 48-61.
- BECKER, B.J., L.A. LEVIN, F.J. FODRIE, et P.A. MCMILLAN. 2007. « Complex larval connectivity patterns among marine invertebrate populations ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, volume 104, numéro 9, pp. 3267-3272.
- BELANGER, C.L., D. JABLONSKI, K. ROY, S.K. BERKE, A.Z. KRUG, et J.W. VALENTINE. 2012. « Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, volume 109, numéro 35, pp. 14046-14051.

- BELKHIR, K., P. BORSA, L. CHIKHI, N. RAUFASTE, et F. BONHOMME. 1996. *GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Montpellier (France) : Université de Montpellier II
- BELL, J.J. 2008. « Connectivity between island Marine Protected Areas and the mainland ». *Biological Conservation*, volume 141, numéro 11, pp. 2807-2820.
- BENZIE, J.A.H. 1999. « Major genetic differences between crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*) populations in the Indian and Pacific Oceans ». *Evolution*, volume 53, numéro 6, pp. 1782-1795.
- BENZIE, J.A.H. 2000. « The detection of spatial variation in widespread marine species: methods and bias in the analysis of population structure in the crown of thorns starfish (Echinodermata : Asteroidea) ». *Hydrobiologia*, volume 420, numéro pp. 1-14.
- BENZIE, J.A.H. et J.A. STODDART. 1992. « Genetic structure of outbreaking and non-outbreaking crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*) populations on the Great Barrier Reef ». *Marine Biology*, volume 112, numéro 1, pp. 119-130.
- BERGLUND, M., M.N. JACOBI, et P.R. JONSSON. 2012. « Optimal selection of marine protected areas based on connectivity and habitat quality ». *Ecological Modelling*, volume 240, pp. 105-112.
- BERNATCHEZ, P., J.M.M. DUBOIS, et J.C. DIONNE. 1999. « Holocene shell beds of Baie-Comeau along the North Shore of the St. Lawrence estuary (Quebec) ». *Canadian Journal of Earth Sciences*, volume 36, numéro 4, pp. 519-531.

- BERRY, O., P. ENGLAND, R.J. MARRIOTT, C.P. BURRIDGE, et S.J. NEWMAN. 2012. « Understanding age-specific dispersal in fishes through hydrodynamic modelling, genetic simulations and microsatellite DNA analysis ». *Molecular Ecology*, volume 21, numéro 9, pp. 2145-2159.
- BERTHELIN, C.H., J. LAISNEY, J. ESPINOSA, O. MARTIN, G. HERNANDEZ, M. MATHIEU, et K. KELLNER. 2001. « Storage and reproductive strategy in *Crassostrea gigas* from two different growing areas (Normandy and the Atlantic coast, France) ». *Invertebrate Reproduction & Development*, volume 40, numéro 1, pp. 79-86.
- BERUMEN, M.L., H.J. WALSH, N. RAVENTOS, S. PLANES, G.P. JONES, V. STARCZAK, et S.R. THORROLD. 2010. « Otolith geochemistry does not reflect dispersal history of clownfish larvae ». *Coral Reefs*, volume 29, numéro 4, pp. 883-891.
- BISHOP, J.D.D. 1998. « Fertilization in the sea: are the hazards of broadcast spawning avoided when free-spawned sperm fertilize retained eggs? ». *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, volume 265, numéro 1397, pp. 725-731.
- BLAISE, C., F. GAGNE, J. PELLERIN, P.D. HANSEN, et S. TROTTIER. 2002. « Molluscan shellfish biomarker study of the Quebec, Canada, Saguenay Fjord with the soft-shell clam, *Mya arenaria* ». *Environmental Toxicology*, volume 17, numéro 3, pp. 170-186.
- BODE, M. et D.J. MARSHALL. 2007. « The quick and the dead? Sperm competition and sexual conflict in sea ». *Evolution*, volume 61, numéro 11, pp. 2693-2700.

- BORRELL, Y.J., F. ARENAL, Z.M. MBEMBA, O. SANTANA, R. DIAZ-FERNANDEZ, E. VAZQUEZ, G. BLANCO, J.A. SANCHEZ, et G. ESPINOSA. 2007. « Spatial and temporal genetic analysis of the Cuban white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) schmitti* ». *Aquaculture*, volume 272, numéro Supp.1, pp. S125-S138.
- BOTSFORD, L.W., A. HASTINGS, et S.D. GAINES. 2001. « Dependence of sustainability on the configuration of marine reserves and larval dispersal distance ». *Ecology Letters*, volume 4, numéro 2, pp. 144-150.
- BOUDRY, P., B. COLLET, F. CORNETTE, V. HERVOUET, et F. BONHOMME. 2002. « High variance in reproductive success of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg) revealed by microsatellite-based parentage analysis of multifactorial crosses ». *Aquaculture*, volume 204, numéro 3-4, pp. 283-296.
- BRICELJ, V.M. et M.K. KRAUSE. 1992. « Resource allocation and population genetics of the bay scallop, *Argopecten irradians* - effects of age and allozyme heterozygosity on reproductive output ». *Marine Biology*, volume 113, numéro 2, pp. 253-261.
- BRICELJ, V.M., L. CONNELL, K. KONOKI, S.P. MACQUARRIE, T. SCHEUER, W.A. CATTERALL, et V.L. TRAINER. 2005. « Sodium channel mutation leading to saxitoxin resistance in clams increases risk of PSP ». *Nature*, volume 434, numéro 7034, pp. 763-767.
- BRITISH OCEANOGRAPHIC DATA CENTRE. 2003. *Centenary Edition of the GEBCO Digital Atlas*. Liverpool (United Kingdom).
- BROOKING, P., G. DOUCETTE, S. TINKER, et F.G. WHORISKEY. 2006. « Sonic tracking of wild cod, *Gadus morhua*, in an inshore region of the Bay of Fundy: a

- contribution to understanding the impact of cod farming for wild cod and endangered salmon populations ». *Ices Journal of Marine Science*, volume 63, numéro 7, pp. 1364-1371.
- BROUSSEAU, D.J. 1978a. « Population dynamics of the soft-shell clam *Mya arenaria* ». *Marine Biology*, volume 50, numéro 1, pp. 63-71.
- BROUSSEAU, D.J. 1978b. « Spawning cycle, fecundity, and recruitment in a population of soft-shell clam, *Mya arenaria*, from Cape Ann, Massachusetts ». *Fishery Bulletin*, volume 76, numéro 1, pp. 155-166.
- BROUSSEAU, D.J. 1987. « A comparative study of the reproductive cycle of the soft-shell clam *Mya arenaria* in Long Island Sound ». *Journal of Shellfish Research*, volume 6, numéro 1, pp. 7-15.
- BUENO, M., G.A.O. MOSER, B.R.C. TOCCI, et A.A.V. FLORES. 2010. « Retention-favorable timing of propagule release in barnacles and periwinkles ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 414, pp. 155-165.
- BUTMAN, C.A. 1987. « Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes ». *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*, volume 25, pp. 113-165.
- CALDERON, I., C. PALACIN, et X. TURON. 2009. « Microsatellite markers reveal shallow genetic differentiation between cohorts of the common sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in northwest Mediterranean ». *Molecular Ecology*, volume 18, numéro 14, pp. 3036-3049.

- CALDERON, I. et X. TURON. 2010. « Temporal genetic variability in the Mediterranean common sea urchin *Paracentrotus lividus* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 408, pp. 149-159.
- CALDERON, I., L. PITA, S. BRUSCIOTTI, C. PALACIN, et X. TURON. 2012. « Time and space: genetic structure of the cohorts of the common sea urchin *Paracentrotus lividus* in Western Mediterranean ». *Marine Biology*, volume 159, numéro 1, pp. 187-197.
- CALDERON, I., L. PITA, S. BRUSCIOTTI, C. PALACIN, et X. TURON. 2012. « Time and space: genetic structure of the cohorts of the common sea urchin *Paracentrotus lividus* in Western Mediterranean ». *Marine Biology*, volume 159, numéro 1, pp. 187-197.
- CAMARA, M.D. et B. VADOPALAS. 2009. « Genetic aspects of restoring olympia oysters and other native bivalves: balancing the need for action, good intentions, and the risks of making things worse ». *Journal of Shellfish Research*, volume 28, numéro 1, pp. 121-145.
- CAMILLI, L., A. CASTELLI, C. LARDICCI, et F. MALTAGLIATI. 2001. « Evidence for high levels of genetic divergence between populations of the bivalve *Mytilaster minimus* from a brackish environment and two adjacent marine sites ». *Journal of Molluscan Studies*, volume 67, numéro 4, pp. 506-510.
- CAMPTON, D.E., C.J. BERG, L.M. ROBISON, et R.A. GLAZER. 1992. « Genetic patchiness among populations of queen conch *Strombus gigas* in the Florida Keys and Bimini ». *Fishery Bulletin*, volume 90, numéro 2, pp. 250-259.

- CAPONERA, J.A. et P.D. RAWSON. 2008. « Highly divergent duplicate mannose-6-phosphate isomerase (*Mpi*) genes in the blue mussel, *Mytilus edulis* ». *Marine Genomics*, volume 1, numéro 2, pp. 47-53.
- CAPORALE, D.A., B.F. BEAL, R. ROXBY, et R.J. VANBENEDEN. 1997. « Population structure of *Mya arenaria* along the New England coastline ». *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, volume 6, numéro 1, pp. 33-39.
- CARDOSO, J.F.M.F., J.I.J. WITTE, et H.W. VAN DER VEER. 2009. « Differential reproductive strategies of two bivalves in the Dutch Wadden Sea ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, volume 84, numéro 1, pp. 37-44.
- CARDOSO, J.F.M.F., N.R.E. PERALTA, J.P. MACHADO, et H.W. VAN DER VEER. 2013. « Growth and reproductive investment of introduced Pacific oysters *Crassostrea gigas* in southern European waters ». *Estuarine Coastal and Shelf Science*, volume 118, pp. 24-30.
- CARSON, H.S., S.G. MORGAN, et P.G. GREEN. 2008. « Fine-scale chemical fingerprinting of an open coast crustacean for the assessment of population connectivity ». *Marine Biology*, volume 153, numéro 3, pp. 327-335.
- CASSISTA, M.C. et M.W. HART. 2007. « Spatial and temporal genetic homogeneity in the Arctic surfclam (*Mactromeris polynyma*) ». *Marine Biology*, volume 152, numéro 3, pp. 569-579.
- CASSONE, B.J. et E.G. BOULDING. 2006. « Genetic structure and phylogeography of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes*, along the northeastern and western Pacific coasts ». *Marine Biology*, volume 149, numéro 2, pp. 213-226.

- CASU, M., F. MALTAGLIATI, P. COSSU, T. LAI, M.C. GALLETTI, A. CASTELLI, et J.A. COMMITO. 2005. « Fine-grained spatial genetic structure in the bivalve *Gemma gemma* from Maine and Virginia (USA), as revealed by inter-simple sequence repeat markers ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 325, numéro 1, pp. 46-54.
- CHABOT, D., A. RONDEAU, B. SAINTE-MARIE, L. SAVARD, T. SURETTE, et P. ARCHAMBAULT. 2007. *Distribution of benthic invertebrates in the Estuary and Gulf of St. Lawrence*. Research Document 2007/018. Ottawa (Ontario, Canada). Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique, Ministère des Pêches et Océans Canada
- CHATTERJI, S. et L. PACHTER. 2006. « Reference based annotation with GeneMapper ». *Genome Biology*, volume 7, numéro 4, R29.
- CHEANG, C.C., L.M. TSANG, W.C. NG, G.A. WILLIAMS, K.H. CHU, et B.K.K. CHAN. 2012. « Phylogeography of the cold-water barnacle *Chthamalus challenger* in the north-western Pacific: effect of past population expansion and contemporary gene flow ». *Journal of Biogeography*, volume 39, numéro 10, pp. 1819-1835.
- CHICHARO, L.M.Z. et M.A. CHICHARO. 2000. « Estimation of the life history parameters of *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) larvae in a coastal lagoon (Ria Formosa south Portugal) ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 243, numéro 1, pp. 81-94.

- CHRISTIE, M.R., D.W. JOHNSON, C.D. STALLINGS, et M.A. HIXON. 2010a. « Self-recruitment and sweepstakes reproduction amid extensive gene flow in a coral-reef fish ». *Molecular Ecology*, volume 19, numéro 5, pp. 1042-1057.
- CHRISTIE, M.R., B.N. TISSOT, M.A. ALBINS, J.P. BEETS, Y.L. JIA, D.M. ORTIZ, S.E. THOMPSON, et M.A. HIXON. 2010. « Larval connectivity in an effective network of Marine Protected Areas ». *Plos One*, volume 5, numéro 12, doi: 10.1371/journal.pone.0015715.
- CLEDON, M., A.C.P. BRICHTOVA, J.L. GUTIERREZ, et P.E. PENCHASZADEH. 2004. « Reproductive cycle of the stout razor clam, *Tagelus plebeius* (Lightfoot, 1786), in the Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina ». *Journal of Shellfish Research*, volume 23, numéro 2, pp. 443-446.
- COCKERHAM, C.C. et B.S. WEIR. 1993. « Estimation of gene flow from F-statistics ». *Evolution*, volume 47, numéro 3, pp. 855-863.
- COE, W.R. et H.J.J. TURNER. 1938. « Development of the gonads and gametes in the soft-shell clam (*Mya arenaria*) ». *Journal of Morphology*, volume 62, numéro 1, pp. 91-111.
- CONDE, A., J.M. NOVAIS, et J. DOMINGUEZ. 2011. « A field experiment on the reproductive success of the invasive clam *Mya arenaria* (Bivalvia) in the Tagus estuary: coexistence with the native clam *Scrobicularia plana* ». *Scientia Marina*, volume 75, numéro 2, pp. 301-308.

- CONGLETON, W.R., B.R. PEARCE, M.R. PARKER, et R.C. CAUSEY. 2003. « Mariculture siting - Tidal currents and growth of *Mya arenaria* ». *Journal of Shellfish Research*, volume 22, numéro 1, pp. 75-83.
- CONNELL, J.H. 1985. « The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 93, numéro 1-2, pp. 11-45.
- CONNELL, L.B., S.P. MACQUARRIE, B.M. TWAROG, M. ISZARD, et V.M. BRICELJ. 2007. « Population differences in nerve resistance to paralytic shellfish toxins in softshell clam, *Mya arenaria*, associated with sodium channel mutations ». *Marine Biology*, volume 150, numéro 6, pp. 1227-1236.
- CORELL, H., P.O. MOKSNES, A. ENGQVIST, K. DOOS, et P.R. JONSSON. 2012. « Depth distribution of larvae critically affects their dispersal and the efficiency of marine protected areas ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 467, pp. 20-46.
- COSCIA, I., P.E. ROBINS, J.S. PORTER, S.K. MALHAM, et J.E. IRONSIDE. 2013. « Modelled larval dispersal and measured gene flow: seascape genetics of the common cockle *Cerastoderma edule* in the southern Irish Sea ». *Conservation Genetics*, volume 14, numéro 2, pp. 451-466.
- COSTELLO, M.J. 2009. « Distinguishing marine habitat classification concepts for ecological data management ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 397, pp. 253-268.

- COWEN, R.K., G. GAWARKIEWIC, J. PINEDA, S.R. THORROLD, et F.E. WERNER. 2007. « Population connectivity in marine systems - an overview ». *Oceanography*, volume 20, numéro 3, pp. 14-21.
- COWEN, R.K., K.M.M. LWIZA, S. SPONAUGLE, C.B. PARIS, et D.B. OLSON. 2000. « Connectivity of marine populations: open or closed? ». *Science*, volume 287, numéro 5454, pp. 857-859.
- COWEN, R.K., C.B. PARIS, et A. SRINIVASAN. 2006. « Scaling of connectivity in marine populations ». *Science*, volume 311, numéro 5760, pp. 522-527.
- COWEN, R.K. et S. SPONAUGLE. 2009. « Larval dispersal and marine population connectivity ». *Annual Review of Marine Science*, volume 1, numéro pp. 443-466.
- CRANDALL, E.D., J.R. TAFFEL, et P.H. BARBER. 2010. « High gene flow due to pelagic larval dispersal among South Pacific archipelagos in two amphidromous gastropods (Neritimorpha: Neritidae) ». *Heredity*, volume 104, numéro 6, pp. 563-572.
- CRAWFORD, N.G. 2010. « SMOGD: software for the measurement of genetic diversity ». *Molecular Ecology Resources*, volume 10, numéro 3, pp. 556-557.
- CRIM, R.N., J.M. SUNDAY, et C.D.G. HARLEY. 2011. « Elevated seawater CO₂ concentrations impair larval development and reduce larval survival in endangered northern abalone (*Haliotis kamtschatkana*) ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 400, numéro 1-2, pp. 272-277.

- CRIMALDI, J.P. 2012. « The role of structured stirring and mixing on gamete dispersal and aggregation in broadcast spawning ». *Journal of Experimental Biology*, volume 215, numéro 6, pp. 1031-1039.
- CRUZ, F., M. PÉREZ, et P. PRESA. 2005. « Distribution and abundance of microsatellites in the genome of bivalves ». *Gene*, volume 346, pp. 241-247.
- CYR, C., B. MYRAND, G. CLICHE, et G. DESROSIERS. 2007. « Weekly spat collection of sea scallop, *Placopecten magellanicus*, and undesirable species as a potential tool to predict an optimal deployment period of collectors ». *Journal of Shellfish Research*, volume 26, numéro 4, pp. 1045-1054.
- DAHLGREN, T.G., J.R. WEINBERG, et K.M. HALANYCH. 2000. « Phylogeography of the ocean quahog (*Arctica islandica*): influences of paleoclimate on genetic diversity and species range ». *Marine Biology*, volume 137, numéro 3, pp. 487-495.
- DAI, A. et K.E. TRENBERTH. 2002. « Estimates of freshwater discharge from continents: latitudinal and seasonal variations ». *Journal of Hydrometeorology*, volume 3, numéro 6, pp. 660-687.
- DAVID, P., P. BERTHOU, P. NOEL, et P. JARNE. 1997a. « Patchy recruitment patterns in marine invertebrates: a spatial test of the density-dependent hypothesis in the bivalve *Spisula ovalis* ». *Oecologia*, volume 111, numéro 3, pp. 331-340.
- DAVID, P., M.A. PERDIEU, A.F. PERNOT, et P. JARNE. 1997b. « Fine-grained spatial and temporal population genetic structure in the marine bivalve *Spisula ovalis* ». *Evolution*, volume 51, numéro 4, pp. 1318-1322.

- DE GOEIJ, P. et P.J.C. HONKOOOP. 2003. « Experimental effects of immersion time and water temperature on body condition, burying depth and timing of spawning of the tellinid bivalve *Macoma balthica* ». *Helgoland Marine Research*, volume 57, numéro 1, pp. 20-26.
- DELAPORTE, M., P. MCKENNA, A. SIAH, et F.C.J. BERTHE. 2008a. « Immunophenotyping of *Mya arenaria* neoplastic hemocytes using propidium iodide and a specific monoclonal antibody by flow cytometry ». *Journal of Invertebrate Pathology*, volume 99, numéro 1, pp. 120-122.
- DELAPORTE, M., S. SYNARD, J. PARISEAU, P. MCKENNA, R. TREMBLAY, J. DAVIDSON, et F.C.J. BERTHE. 2008b. « Assessment of haemic neoplasia in different soft shell clam *Mya arenaria* populations from eastern Canada by flow cytometry ». *Journal of Invertebrate Pathology*, volume 98, numéro 2, pp. 190-197.
- DEPARTMENT OF FISHERIES AND OCEANS CANADA. 2009. *Development of a framework and principles for the biogeographic classification of Canadian Marine Areas*. Research Document 2009/056. Ottawa (Ontario, Canada). Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique, Ministère des Pêches et Océans Canada.
- DIBACCO, C. et D.B. CHADWICK. 2001. « Assessing the dispersal and exchange of brachyuran larvae between regions of San Diego Bay, California and nearshore coastal habitats using elemental fingerprinting ». *Journal of Marine Research*, volume 59, numéro 1, pp. 53-78.

- DIBACCO, C. et L.A. LEVIN. 2000. « Development and application of elemental fingerprinting to track the dispersal of marine invertebrate larvae ». *Limnology and Oceanography*, volume 45, numéro 4, pp. 871-880.
- DOMINGUES, C.P., S. CREER, M.I. TAYLOR, H. QUEIROGA, et G.R. CARVALHO. 2010. « Genetic structure of *Carcinus maenas* within its native range: larval dispersal and oceanographic variability ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 410, pp. 111-123.
- DOMINGUES, C.P., S. CREER, M.I. TAYLOR, H. QUEIROGA, et G.R. CARVALHO. 2011. « Temporal genetic homogeneity among shore crab (*Carcinus maenas*) larval events supplied to an estuarine system on the Portuguese northwest coast ». *Heredity*, volume 106, numéro 5, pp. 832-840.
- DROUIN, C.-A., E. BOURGET, et R. TREMBLAY. 2002. « Larval transport processes of barnacle larvae in the vicinity of the interface between two genetically different populations of *Semibalanus balanoides* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 229, pp. 165-172.
- DUFRESNE, F., E. BOURGET, et L. BERNATCHEZ. 2002. « Differential patterns of spatial divergence in microsatellite and allozyme alleles: further evidence for locus-specific selection in the acorn barnacle, *Semibalanus balanoides*? ». *Molecular Ecology*, volume 11, numéro 1, pp. 113-123.
- DUKEMAN, A.K., N.J. BLAKE, et W.S. ARNOLD. 2005. « The reproductive cycle of the flame scallop, *Ctenoides scaber* (Born 1778), from the lower Florida Keys and its

- relationship with environmental conditions ». *Journal of Shellfish Research*, volume 24, numéro 2, pp. 341-351.
- DUPONT, L., J. RICHARD, Y.M. PAULET, G. THOUZEAU, et F. VIARD. 2006. « Gregariousness and protandry promote reproductive insurance in the invasive gastropod *Crepidula fornicata*: evidence from assignment of larval paternity ». *Molecular Ecology*, volume 15, numéro 10, pp. 3009-3021.
- DUPONT, L., C. ELLIEN, et F. VIARD. 2007. « Limits to gene flow in the slipper limpet *Crepidula fornicata* as revealed by microsatellite data and a larval dispersal model ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 349, pp. 125-138.
- DYKE, A. et V. PREST. 1987. « Late Wisconsinan and Holocene history of the Laurentide Ice Sheet ». *Géographie Physique et Quaternaire*, volume 41, numéro 2, pp. 237-263.
- EDMANDS, S., P.E. MOBERG, et R.S. BURTON. 1996. « Allozyme and mitochondrial DNA evidence of population subdivision in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* ». *Marine Biology*, volume 126, numéro 3, pp. 443-450.
- ELDERKIN, C.L. et P.L. KLERKS. 2001. « Shifts in allele and genotype frequencies in zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, along the latitudinal gradient formed by the Mississippi River ». *Journal of the North American Benthological Society*, volume 20, numéro 4, pp. 595-605.
- ELSDON, T.S., B.K. WELLS, S.E. CAMPANA, B.M. GILLANDERS, C.M. JONES, K.E. LIMBURG, D.H. SECOR, S.R. THORROLD, et B.D. WALTHER. 2008. « Otolith

- chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: Hypotheses, assumptions, limitations and inferences ». Dans *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, Vol 46, sous la direction de R. N. Gibson, R. J. A. Atkinson, et J. D. M. Gordon. pp. 297-330. Boca Raton (Floride, É.-U.). CRC Press.
- EMERSON, C.W. et J. GRANT. 1991. « The control of soft-shell clam (*Mya arenaria*) recruitment on intertidal sandflats by bedload sediment transport ». *Limnology and Oceanography*, volume 36, numéro 7, pp. 1288-1300.
- ENGLE, V.D. et J.K. SUMMERS. 1999. « Latitudinal gradients in benthic community composition in Western Atlantic estuaries ». *Journal of Biogeography*, volume 26, numéro 5, pp. 1007-1023.
- ENRIQUEZ-DIAZ, M., S. POUVREAU, J. CHAVEZ-VILLALBA, et M. LE PENNEC. 2009. « Gametogenesis, reproductive investment, and spawning behavior of the Pacific giant oyster *Crassostrea gigas*: evidence of an environment-dependent strategy ». *Aquaculture International*, volume 17, numéro 5, pp. 491-506.
- EVANNO, G., S. REGNAUT, et J. GOUDET. 2005. « Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study ». *Molecular Ecology*, volume 14, numéro 8, pp. 2611-2620.
- FALCONER, D.S. et T.F.C. MACKAY. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. 4^e édition. Londres (Royaume-Uni): Longman Group Ltd. 480 p.
- FALUSH, D., M. STEPHENS, et J.K. PRITCHARD. 2003. « Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies ». *Genetics*, volume 164, numéro 4, pp. 1567-1587.

- FAURBY, S. et P.H. BARBER. 2012. « Theoretical limits to the correlation between pelagic larval duration and population genetic structure ». *Molecular Ecology*, volume 21, numéro 14, pp. 3419-3432.
- FLEEGER, J.W., P.O. YUND, et B. SUN. 1995. « Active and passive processes associated with initial settlement and post-settlement dispersal of suspended meiobenthic copepods ». *Journal of Marine Research*, volume 53, numéro 4, pp. 609-645.
- FLOWERS, J.M., S.C. SCHROETER, et R.S. BURTON. 2002. « The recruitment sweepstakes has many winners: genetic evidence from the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* ». *Evolution*, volume 56, numéro 7, pp. 1445-1453.
- FOGARTY, M.J. et L.W. BOTSFORD. 2007. « Population connectivity and spatial management of marine fisheries ». *Oceanography*, volume 20, numéro 3, pp. 112-123.
- GAFFNEY, P.M. 2006. « The role of genetics in shellfish restoration ». *Aquatic Living Resources*, volume 19, numéro 3, pp. 277-282.
- GAGNE, F., C. BLAISE, J. PELLERIN, E. PELLETIER, et J. STRAND. 2006. « Health status of *Mya arenaria* bivalves collected from contaminated sites in Canada (Saguenay Fjord) and Denmark (Odense Fjord) during their reproductive period ». *Ecotoxicology And Environmental Safety*, volume 64, numéro 3, pp. 348-361.
- GALARZA, J.A., J. CARRERAS-CARBONELL, E. MACPHERSON, M. PASCUAL, S. ROQUES, G.F. TURNER, et C. RICO. 2009. « The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species ».

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, volume 106, numéro 5, pp. 1473-1478.

GALINDO, H.M., D.B. OLSON, et S.R. PALUMBI. 2006. « Seascape genetics: a coupled oceanographic-genetic model predicts population structure of Caribbean corals ». *Current Biology*, volume 16, numéro 16, pp. 1622-1626.

GAN, J., R. GRANT INGRAM, R.J. GREATBATCH, et T. VAN DER BAAREN. 2004. « Variability of circulation induced by the separation of Gaspé Current in Baie des Chaleurs (Canada): observational studies ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, volume 61, numéro 3, pp. 393-402.

GAUDETTE, J., R.A. WAHLE, et J.H. HIMMELMAN. 2006. « Spawning events in small and large populations of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* as recorded using fertilization assays ». *Limnology and Oceanography*, volume 51, numéro 3, pp. 1485-1496.

GENARD, B., F. PERNET, K. LEMARCHAND, P. BOUDRY, D. MORAGA, et R. TREMBLAY. 2011. « Physiological and biochemical changes associated with massive mortality events occurring in larvae of American oyster (*Crassostrea virginica*) ». *Aquatic Living Resources*, volume 24, numéro 3, pp. 247-260.

GENARD, B., D. MORAGA, F. PERNET, E. DAVID, P. BOUDRY, et R. TREMBLAY. 2012. « Expression of candidate genes related to metabolism, immunity and cellular stress during massive mortality in the American oyster *Crassostrea virginica* larvae in relation to biochemical and physiological parameters ». *Gene*, volume 499, numéro 1, pp. 70-75.

- GILG, M.R. et T.J. HILBISH. 2003. « The geography of marine larval dispersal: coupling genetics with fine-scale physical oceanography ». *Ecology*, volume 84, numéro 11, pp. 2989-2998.
- GLAUBITZ, J.C. 2004. « CONVERT: A user-friendly program to reformat diploid genotypic data for commonly used population genetic software packages ». *Molecular Ecology Notes*, volume 4, numéro 2, pp. 309-310.
- GOSLING, E.M. et N.P. WILKINS. 1985. « Genetics of settling cohorts of *Mytilus edulis* (L.): preliminary observations ». *Aquaculture*, volume 44, numéro 2, pp. 115-123.
- GOSSELIN, T., B. SAINTE-MARIE, et L. BERNATCHEZ. 2005. « Geographic variation of multiple paternity in the American lobster, *Homarus americanus* ». *Molecular Ecology*, volume 14, numéro 5, pp. 1517-1525.
- GOUDET, J. 2001. « FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices Version 2.9.3. ». En ligne < <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>. >. Consulté le 1er septembre 2008.
- GOUDET, J., M. RAYMOND, T. DE MEEUS, et F. ROUSSET. 1996. « Testing differentiation in diploid populations ». *Genetics*, volume 144, numéro 4, pp. 1933-1940.
- GRASSLE, J.P., C.A. BUTMAN, et S.W. MILLS. 1992. « Active habitat selection by *Capitella* sp. I larvae. II. Multiple-choice experiments in still water and flume flows ». *Journal of Marine Research*, volume 50, numéro 4, pp. 717-743.

- GUILLOU, E. 2013. « Dynamique de recrutement et cinétique de croissance des premiers stades ontogéniques de la mye commune *Mya arenaria* ». Mémoire de stage de Master 2, Brest (France) : Université de Bretagne-Occidentale. iv + 34pp.
- GÜNTHER, C.-P. 1992. « Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden Sea ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 159, numéro 2, pp. 203-215.
- HANNAN, C.A. 1984. « Planktonic larvae may act like passive particles in turbulent near-bottom flows ». *Limnology and Oceanography*, volume 29, numéro 5, pp. 1108-1116.
- HANSKI, I. 1999. « Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes ». *Oikos*, volume 87, numéro 2, pp. 209-219.
- HANSKI, I. et M. GILPIN. 1991. « Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain ». *Biological Journal of the Linnean Society*, volume 42, pp. 5-16.
- HARE, M.P., L. NUNNEY, M.K. SCHWARTZ, D.E. RUZZANTE, M. BURFORD, R.S. WAPLES, K. RUEGG, et F. PALSTRA. 2011. « Understanding and estimating effective population size for practical application in marine species management ». *Conservation Biology*, volume 25, numéro 3, pp. 438-449.
- HARTL, D.L. et G. CLARK. 1997. *Principles of Population Genetics*. 3e édition. Sunderland (Massachusetts, É.-U.): Sinauer Associates.
- HAUSER, L. et G.R. CARVALHO. 2008. « Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts ». *Fish and Fisheries*, volume 9, numéro 4, pp. 333-362.

- HAUSER, L. et J.E. SEEB. 2008. « Advances in molecular technology and their impact on fisheries genetics ». *Fish and Fisheries*, volume 9, numéro 4, pp. 473-486.
- HEDGECOCK, D. 1982. « Genetic consequences of larval retention: theoretical and methodological aspects ». Dans *Estuarine comparisons*, sous la direction de V.S. Kennedy. pp. 553-568. New-York (New-York, É.-U.): Academic Press.
- HEDGECOCK, D. 1994. « Does variance in reproductive success limit effective population sizes in marine organisms? ». Dans *Genetics and evolution of aquatic organisms*, sous la direction de A.R. Beaumont. pp. 122-134. Londres (Royaume-Uni): Chapman & Hall.
- HEDGECOCK, D. 2010. « Determining parentage and relatedness from genetic markers sheds light on patterns of marine larval dispersal ». *Molecular Ecology*, volume 19, numéro 5, pp. 845-847.
- HEDGECOCK, D., P.H. BARBER, et S. EDMANDS. 2007a. « Genetic approaches to measuring connectivity ». *Oceanography*, volume 20, numéro 3, pp. 70-79.
- HEDGECOCK, D., S. LAUNEY, A.I. PUDOVKIN, Y. NACIRI, S. LAPEGUE, et F. BONHOMME. 2007b. « Small effective number of parents (N-b) inferred for a naturally spawned cohort of juvenile European flat oysters *Ostrea edulis* ». *Marine Biology*, volume 150, numéro 6, pp. 1173-1182.
- HEDGECOCK, D. et A.I. PUDOVKIN. 2011. « Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: a review and commentary ». *Bulletin of Marine Science*, volume 87, numéro 4, pp. 971-1002.

- HEDRICK, P.W. 2005. « A standardized genetic differentiation measure ». *Evolution*, volume 59, numéro 8, pp. 1633-1638.
- HICKS, C. et M. OUELLETTE. 2011. « The state of soft-shell clam (*Mya arenaria*) populations in three regions of eastern New Brunswick ». *Canadian Industry Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 286, vii + 31pp.
- HIMMELMAN, J.H., C.P. DUMONT, C.F. GAYMER, C. VALLIERES, et D. DROLET. 2008. « Spawning synchrony and aggregative behaviour of cold-water echinoderms during multi-species mass spawnings ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 361, pp. 161-168.
- HORNE, J.B., L. VAN HERWERDEN, S. ABELLANA, et J.L. MCILWAIN. 2013. « Observations of migrant exchange and mixing in a coral reef fish metapopulation link scales of marine population connectivity ». *Journal of Heredity*, volume 104, numéro 4, pp. 532-546.
- HUBISZ, M.J., D. FALUSH, M. STEPHENS, et J.K. PRITCHARD. 2009. « Inferring weak population structure with the assistance of sample group information ». *Molecular Ecology Resources*, volume 9, numéro 5, pp. 1322-1332.
- HUNT, H.L. 2004. « Transport of juvenile clams: effects of species and sediment grain size ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 312, numéro 2, pp. 271-284.
- HUNT, H.L. 2005. « Effects of sediment source and flow regime on clam and sediment transport ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 296, numéro pp. 143-153.

- HUNT, H.L., D.A. MCLEAN, et L.S. MULLINEAUX. 2003. « Post-settlement alteration of spatial patterns of soft shell clam (*Mya arenaria*) recruits ». *Estuaries*, volume 26, numéro 1, pp. 72-81.
- HUXHAM, M. et M. RICHARDS. 2003. « Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 288, numéro 2, pp. 279-293.
- IACCHEI, M., T. BEN-HORIN, K.A. SELKOE, C.E. BIRD, F.J. GARCIA-RODRIGUEZ, et R.J. TOONEN. 2013. « Combined analyses of kinship and F_{ST} suggest potential drivers of chaotic genetic patchiness in high gene-flow populations ». *Molecular Ecology*, volume 22, numéro 13, pp. 3476-3494.
- JAMISON, J.L. et H.R. LASKER. 2008. « Identification of octocoral recruits using microsatellite primers: relationships between recruitment and adult distribution of *Pseudopterogorgia* spp ». *Limnology and Oceanography*, volume 53, numéro 5, pp. 1963-1972.
- JENSEN, A.L. 2001. « Modelling the effect of cormorant predation on stocked walleye ». *Ecological Modelling*, volume 145, numéro 2-3, pp. 123-127.
- JENSEN, J.L., A.J. BOHONAK, et S.T. KELLEY. 2005. « Isolation by distance, web service ». *BMC Genetics*, volume 6, numéro pp. 13-18.
- JESSOPP, M., O.R. MULHOLLAND, R. MCALLEN, M.P. JOHNSON, T.P. CROWE, et A.L. ALLCOCK. 2007. « Coastline configuration as a determinant of structure in larval assemblages ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 352, pp. 67-75.

- JOAQUIM, S., D. MATIAS, B. LOPES, W.S. ARNOLD, et M.B. GASPAR. 2008. « The reproductive cycle of white clam *Spisula solida* (L.) (Mollusca : Bivalvia): Implications for aquaculture and wild stock management ». *Aquaculture*, volume 281, numéro 1-4, pp. 43-48.
- JOHNSON, M.S. et R. BLACK. 1982. « Chaotic genetic patchiness in an intertidal limpet, *Siphonaria* sp. ». *Marine Biology*, volume 70, numéro 2, pp. 157-164.
- JOHNSON, M.S. et R. BLACK. 1984. « Pattern beneath the chaos: the effect of recruitment on genetic patchiness in an intertidal limpet ». *Evolution*, volume 38, numéro 6, pp. 1371-1383.
- JOHNSON, M.S. et J. WERNHAM. 1999. « Temporal variation of recruits as a basis of ephemeral genetic heterogeneity in the western rock lobster *Panulirus cygnus* ». *Marine Biology*, volume 135, numéro 1, pp. 133-139.
- JOLLY, M.T., P. GUYARD, C. ELLIEN, F. GENTIL, F. VIARD, E. THIEBAUT, et D. JOLLIVET. 2009. « Population genetics and hydrodynamic modeling of larval dispersal dissociate contemporary patterns of connectivity from historical expansion into European shelf seas in the polychaete *Pectinaria koreni* ». *Limnology and Oceanography*, volume 54, numéro 6, pp. 2089-2106.
- JONES, G.P., S. PLANES, et S.R. THORROLD. 2005. « Coral reef fish larvae settle close to home ». *Current Biology*, volume 15, numéro 14, pp. 1314-1318.
- JONES, A.G., C.M. SMALL, K.A. PACZOLT, et N.L. RATTERMAN. 2010. « A practical guide to methods of parentage analysis ». *Molecular Ecology Resources*, volume 10, numéro 1, pp. 6-30.

- JONES, O.R. et J.L. WANG. 2010a. « COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data ». *Molecular Ecology Resources*, volume 10, numéro 3, pp. 551-555.
- JONES, O.R. et J.L. WANG. 2010b. « Molecular marker-based pedigrees for animal conservation biologists ». *Animal Conservation*, volume 13, numéro 1, pp. 26-34.
- JOST, L. 2008. « G_{ST} and its relatives do not measure differentiation ». *Molecular Ecology*, volume 17, numéro 18, pp. 4015-4026.
- KANDPAL, R.P., G. KANDPAL, et S.M. WEISSMAN. 1994. « Construction of libraries enriched for sequence repeats and jumping clones, and hybridization selection for region-specific markers ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, volume 91, numéro 1, pp. 88-92.
- KENCHINGTON, E.L., M.U. PATWARY, E. ZOUROS, et C.J. BIRD. 2006. « Genetic differentiation in relation to marine landscape in a broadcast-spawning bivalve mollusc (*Placopecten magellanicus*) ». *Molecular Ecology*, volume 15, numéro 7, pp. 1781-1796.
- KENCHINGTON, E.L., G.C. HARDING, M.W. JONES, et P.A. PRODOHL. 2009. « Pleistocene glaciation events shape genetic structure across the range of the American lobster, *Homarus americanus* ». *Molecular Ecology*, volume 18, numéro 8, pp. 1654-1667.
- KIMURA, M. et J.F. CROW. 1964. « The number of alleles that can be maintained in a finite population ». *Genetics*, volume 49, numéro 4, pp. 725-738.

- KIMURA, M. et G.H. WEISS. 1964. « The stepping-stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance ». *Genetics*, volume 49, numéro 4, pp. 561-576.
- KNIGHTS, A.M., T.P. CROWE, et G. BURNELL. 2006. « Mechanisms of larval transport: vertical distribution of bivalve larvae varies with tidal conditions ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 326, pp. 167-174.
- KORDOS, L.M. et R.S. BURTON. 1993. « Genetic differentiation of Texas gulf-coast populations of the blue crab *Callinectes sapidus* ». *Marine Biology*, volume 117, numéro 2, pp. 227-233.
- KRAKAU, M., S. JACOBSEN, K.T. JENSEN, et K. REISE. 2012. « The cockle *Cerastoderma edule* at Northeast Atlantic shores: genetic signatures of glacial refugia ». *Marine Biology*, volume 159, numéro 1, pp. 221-230.
- KRAPAL, A.M., O.P. POPA, E.I. IORGU, M. COSTACHE, et L.O. POPA. 2012. « Isolation and characterization of new microsatellite markers for the invasive softshell clam, *Mya arenaria* (L.) (Bivalvia: Myidae) ». *International Journal of Molecular Sciences*, volume 13, numéro 2, pp. 2515-2520.
- LACHANCE, A.A., B. MYRAND, R. TREMBLAY, V. KOUTITONSKY, et E. CARRINGTON. 2008. « Biotic and abiotic factors influencing attachment strength of blue mussels *Mytilus edulis* in suspended culture ». *Aquatic Biology*, volume 2, numéro 2, pp. 119-129.
- LALLIAS, D., P. BOUDRY, S. LAPEGUE, J.W. KING, et A.R. BEAUMONT. 2010. « Strategies for the retention of high genetic variability in European flat oyster

- (*Ostrea edulis*) restoration programmes ». *Conservation Genetics*, volume 11, numéro 5, pp. 1899-1910.
- LAMARE, M.D. 1998. « Origin and transport of larvae of the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinodermata : Echinoidea) in a New Zealand fiord ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 174, pp. 107-121.
- LANDRY, S. et G. MIRON. 2011. « Effect of vertical planktonic distribution of competent larvae on spat location in a soft-bottom intertidal zone: A case study for the softshell clam (*Mya arenaria*) and the blue mussel (*Mytilus edulis*) ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 410, pp. 87-100.
- LANGTON, R.W., W.E. ROBINSON, et D. SCHICK. 1987. « Fecundity and reproductive effort of sea scallops *Placopecten magellanicus* from the Gulf of Maine ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 37, pp. 19-25.
- LARSEN, J.B., M.E. FRISCHER, L.J. RASMUSSEN, et B.W. HANSEN. 2005. « Single-step nested multiplex PCR to differentiate between various bivalve larvae ». *Marine Biology*, volume 146, numéro 6, pp. 1119-1129.
- LARSEN, J.B., M.E. FRISCHER, K.W. OCKELMANN, L.J. RASMUSSEN, et B.W. HANSEN. 2007. « Temporal occurrence of planktotrophic bivalve larvae identified morphologically and by single step nested multiplex PCR ». *Journal of Plankton Research*, volume 29, numéro 5, pp. 423-436.
- LARSSON, L.C., L. LAIKRE, S. PALM, C. ANDRE, G.R. CARVALHO, et N. RYMAN. 2007. « Concordance of allozyme and microsatellite differentiation in a marine fish,

but evidence of selection at a microsatellite locus ». *Molecular Ecology*, volume 16, numéro 6, pp. 1135-1147.

LASKER, H.R., C. GUTIERREZ-RODRIGUEZ, K. BALA, A. HANNES, et J.P. BILEWITCH. 2008. « Male reproductive success during spawning events of the octocoral *Pseudopterogorgia elisabethae* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 367, pp. 153-161.

LASOTA, R., H. HUMMEL, et M. WOLOWICZ. 2004. « Genetic diversity of European populations of the invasive soft-shell clam *Mya arenaria* (Bivalvia) ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, volume 84, numéro 5, pp. 1051-1056.

LAUZON-GUAY, J.S. et R.E. SCHEIBLING. 2007. « Importance of spatial population characteristics on the fertilization rates of sea urchins ». *Biological Bulletin*, volume 212, numéro 3, pp. 195-205.

LE GOFF-VITRY, M.C., A.D. CHIPMAN, et T. COMTET. 2007a. « In situ hybridization on whole larvae: a novel method for monitoring bivalve larvae ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 343, pp. 161-172.

LE GOFF-VITRY, M.C., S. JACQUELIN, et T. COMTET. 2007b. « Towards tracking marine larvae with in situ hybridization ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, volume 87, numéro 5, pp. 1077-1080.

LE PENNEC, M., A. PAUGAM, et G. LE PENNEC. 2003. « The pelagic life of the pectinid *Pecten maximus* - a review ». *Ices Journal of Marine Science*, volume 60, numéro 2, pp. 211-223.

- LEBLANC, S. et G. MIRON. 2006. « Benthic-pelagic distribution of early stages of softshell clams (*Mya arenaria*) in tidally contrasted regimes ». *Canadian Journal of Zoology*, volume 84, numéro 3, pp. 459-472.
- LEE, H.J. et E.G. BOULDING. 2007. « Mitochondrial DNA variation in space and time in the northeastern Pacific gastropod, *Littorina keenae* ». *Molecular Ecology*, volume 16, numéro 15, pp. 3084-3103.
- LEE, H.J. et E.G. BOULDING. 2009. « Spatial and temporal population genetic structure of four northeastern Pacific littorinid gastropods: the effect of mode of larval development on variation at one mitochondrial and two nuclear DNA markers ». *Molecular Ecology*, volume 18, numéro 10, pp. 2165-2184.
- LEUNG, P.T.Y., B. MORTON, et W.C. NG. 2011. « Meso-scale genetic structure of the intertidal, crevice-dwelling, stalked barnacle *Ibla cumingi* (Crustacea: Cirripedia): an interplay of life history and local hydrographic conditions ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, volume 91, numéro 1, pp. 173-180.
- LEVIN, L.A. 2006. « Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions ». *Integrative and Comparative Biology*, volume 46, numéro 3, pp. 282-297.
- LEVIN, L.A. et T.S. BRIDGES. 1995. « Chapter 1: Pattern and diversity in reproduction and development ». Dans *The ecology of marine invertebrate larvae*, sous la direction de L. McEdward. pp. 1-48. Boca Raton (Floride, É.-U.): CRC Press.

- LEVINS, R. 1970. « Extinction ».. Dans *Some mathematical problems in biology*. sous la direction de M. Gerstenhaber. pp. 77-107. Providence (Rhode Island, É.-U.): American Mathematical Society.
- LEVITAN, D.R. 1995. « Chapter 4: The ecology of fertilization in free-spawning invertebrates ». Dans *The ecology of marine invertebrate larvae*, sous la direction de L. McEdward. pp. 123-156. Boca Raton (Floride, É.-U.): CRC Press.
- LEVITAN, D.R. et C. PETERSEN. 1995. « Sperm limitation in the sea ». *Trends in Ecology & Evolution*, volume 10, numéro 6, pp. 228-231.
- LEVITAN, D.R. et C.M. YOUNG. 1995. « Reproductive success in large populations - empirical measures and theoretical predictions of fertilization in the sea biscuit *Clypeaster rosaceus* ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 190, numéro 2, pp. 221-241.
- LI, C.C., D.E. WEEKS, et A. CHAKRAVARTI. 1993. « Similarity of DNA fingerprints due to chance and relatedness. ». *Human Heredity*, volume 43, numéro pp. 45-52.
- LI, G. et D. HEDGECOCK. 1998. « Genetic heterogeneity, detected by PCR-SSCP, among samples of larval Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) supports the hypothesis of large variance in reproductive success ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 55, numéro 4, pp. 1025-1033.
- LIN, Y.J. et K. SOONG. 2009. « Spawning behaviors of two congeneric brittle stars ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 387, pp. 157-165.

- LLOYD, M.J., A. METAXAS, et B. DEYOUNG. 2012. « Patterns in vertical distribution and their potential effects on transport of larval benthic invertebrates in a shallow embayment ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 469, pp. 37-52.
- LOOSANOFF, V.L., H.C. DAVIS, et P.E. CHANLEY. 1966. « Dimensions and shapes of larvae of some marine bivalve mollusks ». *Malacologia*, volume 4, numéro 2, pp. 351-435.
- LOWE, W.H. et F.W. ALLENDORF. 2010. « What can genetics tell us about population connectivity? ». *Molecular Ecology*, volume 19, numéro 15, pp. 3038-3051.
- LUTTIKHUIZEN, P.C., J. DRENT, et A.J. BAKER. 2003. « Disjunct distribution of highly diverged mitochondrial lineage clade and population subdivision in a marine bivalve with pelagic larval dispersal ». *Molecular Ecology*, volume 12, numéro 8, pp. 2215-2229.
- LUTZ, R.A. et D. JABLONSKI. 1978. « Larval bivalve shell morphometry: a new paleoclimatic tool? ». *Science*, volume 202, numéro 4363, pp. 51-53.
- LYNCH, M. 1988. « Estimation of relatedness by DNA fingerprinting. ». *Molecular Biology and Evolution*, volume 5, numéro pp. 584-599.
- LYNCH, M. et K. RITLAND. 1999. « Estimation of pairwise relatedness with molecular markers ». *Genetics*, volume 152, numéro 4, pp. 1753-1766.
- MACNEIL, F.S. 1965. « Evolution and distribution of the genus *Mya*, and Tertiary migrations of Mollusca ». Research Document 483-G. Washington (District de Colombie, É.-U.): Contributions to Paleontology, Geological Survey Professional Paper, 60 p.

- MAGGS, C.A., R. CASTILHO, D. FOLTZ, C. HENZLER, M.T. JOLLY, J. KELLY, J. OLSEN, K.E. PEREZ, W. STAM, R. VAINOLA, F. VIARD, et J. WARES. 2008. « Evaluating signatures of glacial refugia for North Atlantic benthic marine taxa ». *Ecology*, volume 89, numéro 11, pp. S108-S122.
- MANEL, S., M.K. SCHWARTZ, G. LUIKART, et P. TABERLET. 2003. « Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics ». *Trends in Ecology & Evolution*, volume 18, numéro 4, pp. 189-197.
- MANNI, F., E. GUERARD, et E. HEYER. 2004. « Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm ». *Human Biology*, volume 76, numéro 2, pp. 173-190.
- MARINO, I.A.M., F. BARBISAN, M. GENNARI, F. GIOMI, M. BELTRAMINI, P.M. BISOL, et L. ZANE. 2010. « Genetic heterogeneity in populations of the Mediterranean shore crab, *Carcinus aestuarii* (Decapoda, Portunidae), from the Venice Lagoon ». *Estuarine Coastal and Shelf Science*, volume 87, numéro 1, pp. 135-144.
- MARSHALL, D.J. 2002. « *In situ* measures of spawning synchrony and fertilization success in an intertidal, free-spawning invertebrate ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 236, pp. 113-119.
- MARTEL, A.L., A.F. MATHIEU, C.S. FINDLAY, S.J. NEPSZY, et J.H. LEACH. 1994. « Daily settlement rates of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, on an artificial substrate correlate with veliger abundance ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 51, numéro 4, pp. 856-861.

- MARTEL, A.L., C. ROBLES, K. BECKENBACH, et M.J. SMITH. 1999. « Distinguishing early juveniles of Eastern Pacific mussels (*Mytilus* spp.) using morphology and genomic DNA ». *Invertebrate Biology*, volume 118, numéro 2, pp. 149-164.
- MARTEL, A.L., L.M. AUFFREY, C.D. ROBLES, et B.M. HONDA. 2000. « Identification of settling and early postlarval stages of mussels (*Mytilus* spp.) from the pacific coast of North America, using prodissoconch morphology and genomic DNA ». *Marine Biology*, volume 137, numéro 5-6, pp. 811-818.
- MARTEL, A.L., B.S. BALDWIN, R.M. DERMOTT, et R.A. LUTZ. 2001. « Species and epilimnion/hypolimnion-related differences in size at larval settlement and metamorphosis in *Dreissena* (Bivalvia) ». *Limnology and Oceanography*, volume 46, numéro 3, pp. 707-713.
- MATABOS, M., E. THIEBAUT, D. LE GUEN, F. SADOSKY, D. JOLLIVET, et F. BONHOMME. 2008. « Geographic clines and stepping-stone patterns detected along the East Pacific Rise in the vetigastropod *Lepetodrilus elevatus* reflect species crypticism ». *Marine Biology*, volume 153, numéro 4, pp. 545-563.
- MATSCHINER, M. et W. SALZBURGER. 2009. « TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows ». *Bioinformatics*, volume 25, numéro 15, pp. 1982-1983.
- MAXIMOVICH, N.V. et A.V. GUERASSIMOVA. 2003. « Life history characteristics of the clam *Mya arenaria* in the White Sea ». *Helgoland Marine Research*, volume 57, numéro 2, pp. 91-99.

- MERCIER, A. et J.F. HAMEL. 2010. « Synchronized breeding events in sympatric marine invertebrates: role of behavior and fine temporal windows in maintaining reproductive isolation ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, volume 64, numéro 11, pp. 1749-1765.
- MICHININA, S.R. et L. REBORDINOS. 1997. « Genetic differentiation in marine and estuarine natural populations of *Crassostrea angulata* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 154, pp. 167-174.
- MILEIKOVSKY, S.A. 1971. « Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation ». *Marine Biology*, volume 10, numéro pp. 193-213.
- MILKMAN, R. et R.K. KOEHN. 1977. « Temporal variation in the relationship between size, numbers, and an allele-frequency in a population of *Mytilus edulis* ». *Evolution*, volume 31, numéro 1, pp. 103-115.
- MILLER, K.J. et D.J. AYRE. 2008. « Protection of genetic diversity and maintenance of connectivity among reef corals within marine protected areas ». *Conservation Biology*, volume 22, numéro 5, pp. 1245-1254.
- MILLER, S.H. et S.G. MORGAN. 2013. « Interspecific differences in depth preference: regulation of larval transport in an upwelling system ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 476, numéro pp. 301-306.
- MILLER, S.H., S.G. MORGAN, J.W. WHITE, et P.G. GREEN. 2013a. « Interannual variability in an atlas of trace element signatures for determining population connectivity ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 474, pp. 179-190.

- MILLER, S.H., S.G. MORGAN, J.W. WHITE, et P.G. GREEN. 2013b. « Trace element signatures in larval soft tissues reveal transport, but not population connectivity ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 481, numéro pp. 1-10.
- MILLIGAN, B.G. 2003. « Maximum-likelihood estimation of relatedness ». *Genetics*, volume 163, numéro 3, pp. 1153-1167.
- MOBERG, P.E. et R.S. BURTON. 2000. « Genetic heterogeneity among adult and recruit red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus* ». *Marine Biology*, volume 136, numéro 5, pp. 773-784.
- MONMONIER, M. 1973. « Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method ». *Geographical Analysis*, volume 3, numéro pp. 245-261.
- MORGAN, R.P., S.B. BLOCK, N.I. ULANOWICZ, et C. BUYS. 1978. « Genetic variation in the soft-shelled clam, *Mya arenaria* ». *Estuaries*, volume 1, numéro 4, pp. 255-258.
- MORGAN, S.G. 1995. « Chapter 5: The timing of larval release. » Dans *The ecology of marine invertebrate larvae*, sous la direction de L. McEdward. pp. 157-192. Boca Raton (Floride, É.-U.): CRC Press.
- MORGAN, S.G. et J.L. FISHER. 2010. « Larval behavior regulates nearshore retention and offshore migration in an upwelling shadow and along the open coast ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 404, numéro pp. 109-126.
- MORGAN, S.G., J.L. FISHER, S.H. MILLER, S.T. MCAFEE, et J.L. LARGIER. 2009. « Nearshore larval retention in a region of strong upwelling and recruitment limitation ». *Ecology*, volume 90, numéro 12, pp. 3489-3502.

- MORSE, D.H. 2010. « Male mate choice and female response in relation to mating status and time since mating ». *Behavioral Ecology*, volume 21, numéro 2, pp. 250-256.
- MYRAND, B., H. GUDERLEY, et J.H. HIMMELMAN. 2000. « Reproduction and summer mortality of blue mussels *Mytilus edulis* in the Magdalen Islands, southern Gulf of St. Lawrence ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 197, pp. 193-207.
- NAKAMURA, M., S. OHKI, A. SUZUKI, et K. SAKAI. 2011. « Coral larvae under ocean acidification: survival, metabolism, and metamorphosis ». *Plos One*, volume 6, numéro 1, doi:10.1371/journal.pone.0014521.
- NEI, M. 1978. « Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals ». *Genetics*, volume 89, numéro 3, pp. 583-590.
- NG, W.C., F.C.C. LEUNG, S.T.C. CHAK, G. SLINGSBY, et G.A. WILLIAMS. 2010. « Temporal genetic variation in populations of the limpet *Cellana grata* from Hong Kong shores ». *Marine Biology*, volume 157, numéro 2, pp. 325-337.
- NI, L.H., Q. LI, et L.F. KONG. 2011. « Microsatellites reveal fine-scale genetic structure of the Chinese surf clam *Macra chinensis* (Mollusca, Bivalvia, Mactridae) in Northern China ». *Marine Ecology - an Evolutionary Perspective*, volume 32, numéro 4, pp. 488-497.
- NORTH, E.W., Z. SCHLAG, R.R. HOOD, M. LI, L. ZHONG, T. GROSS, et V.S. KENNEDY. 2008. « Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 359, pp. 99-115.

- OLAFSSON, E.B., C.H. PETERSON, et W.G. AMBROSE. 1994. « Does recruitment limitation structure populations and communities of macroinvertebrates in marine soft sediments - the relative significance of presettlement and postsettlement processes ». *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*, volume 32, pp. 65-109.
- OLSEN, D.M. et E. DINERSTEIN. 2002. « The Global 200: priority ecoregions for conservation ». *Annals of the Missouri Botanical Garden*, volume 89, numéro pp. 199-224.
- OVENDEN, J.R. 2013. « Crinkles in connectivity: combining genetics and other types of biological data to estimate movement and interbreeding between populations ». *Marine and Freshwater Research*, volume 64, numéro 3, pp. 201-207.
- OVENDEN, J.R., D. PEEL, R. STREET, A.J. COURTNEY, S.D. HOYLE, S.L. PEEL, et H. PODLICH. 2007. « The genetic effective and adult census size of an Australian population of tiger prawns (*Penaeus esculentus*) ». *Molecular Ecology*, volume 16, numéro 1, pp. 127-138.
- PALUMBI, S.R. 2004. « Marine reserves and ocean neighbourhoods: the spatial scale of marine populations and their management ». *Annual Review of Environment and Resources*, volume 29, numéro pp. 31-68.
- PANOVA, M., A.M.H. BLAKESLEE, A.W. MILLER, T. MÄKINEN, G.M. RUIZ, K. JOHANNESSON, et C. ANDRÉ. 2011. « Glacial history of the North Atlantic marine snail, *Littorina saxatilis*, inferred from distribution of mitochondrial DNA lineages ». *Plos One*, volume 6, numéro 3, doi:10.1371/journal.pone.0017511

- PARISEAU, J., P. MCKENNA, M. ABOELKHAIR, R. SAINT-LOUIS, E. PELLETIER, T.J. DAVIDSON, R. TREMBLAY, F.C.J. BERTHE, et A. SIAH. 2011. « Effects of pesticide compounds (chlorothalonil and mancozeb) and benzo a pyrene mixture on aryl hydrocarbon receptor, p53 and ubiquitin gene expression levels in haemocytes of soft-shell clams (*Mya arenaria*) ». *Ecotoxicology*, volume 20, numéro 8, pp. 1765-1772.
- PARK, M.S., H.J. LIM, Q. JO, J.S. YOO, et M. JEON. 1999. « Assessment of reproductive health in the wild seed oysters, *Crassostrea gigas*, from two locations in Korea ». *Journal of Shellfish Research*, volume 18, numéro 2, pp. 445-450.
- PAUL, A. et C. SCHÄFER-NETH. 2003. « Modelling the water masses of the Atlantic Ocean at the last glacial maximum. ». *Paleoceanography*, volume 18, numéro 3, pp. 1058-1084.
- PECHENIK, J.A. 1990. « Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates. Does it occur? Is there a price to pay? ». *Ophelia*, volume 32, numéro 1-2, pp. 63-94.
- PECHENIK, J.A., K. HAMMER, et C. WEISE. 1996. « The effect of starvation on acquisition of competence and post-metamorphic performance in the marine prosobranch gastropod *Crepidula fornicata* (L) ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 199, numéro 1, pp. 137-152.
- PECHENIK, J.A. et S.H. LEVINE. 2007. « Estimates of planktonic larval mortality using the marine gastropods *Crepidula fornicata* and *C. plana* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 344, pp. 107-118.

- PEDERSEN, T.M., J.L.S. HANSEN, A.B. JOSEFSON, et B.W. HANSEN. 2008. « Mortality through ontogeny of soft-bottom marine invertebrates with planktonic larvae ». *Journal of Marine Systems*, volume 73, numéro 1-2, pp. 185-207.
- PELLERIN, J. et J.C. AMIARD. 2009. « Comparison of bioaccumulation of metals and induction of metallothioneins in two marine bivalves (*Mytilus edulis* and *Mya arenaria*) ». *Comparative Biochemistry And Physiology C - Toxicology & Pharmacology*, volume 150, numéro 2, pp. 186-195.
- PEMBERTON, J.M. 2008. « Wild pedigrees: the way forward ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, volume 275, numéro 1635, pp. 613-621.
- PENNEY, R.W. et M.J. HART. 2002. « Is survival genotype-dependent in North American populations of farmed blue mussels, *Mytilus* spp? ». *Journal of Shellfish Research*, volume 21, numéro 1, pp. 41-49.
- PERNET, F., R. TREMBLAY, et E. BOURGET. 2003. « Settlement success, spatial pattern and behavior of mussel larvae *Mytilus* spp. in experimental 'downwelling' systems of varying velocity and turbulence ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 260, numéro pp. 125-140.
- PETERSEN, G.H. 1999. « Five recent *Mya* species, including three new species and their fossil connections ». *Polar Biology*, volume 22, numéro 5, pp. 322-328.
- PHILIPPART, C.J.M., A. AMARAL, R. ASMUS, J. VAN BLEIJSWIJK, J. BREMNER, F. BUCHHOLZ, M. CABANELLAS-REBOREDO, D. CATARINO, A. CATTRIJSSE, F. CHARLES, T. COMTET, A. CUNHA, S. DEUDERO, J.C. DUCHENE, S. FRASCHETTI, F. GENTIL, A. GITTENBERGER, K. GUIZIEN,

- J.M. GONCALVES, G. GUARNIERI, I. HENDRIKS, B. HUSSEL, R.P. VIEIRA, B.T. REIJNEN, I. SAMPAIO, E. SERRAO, I.S. PINTO, E. THIEBAUT, F. VIARD, et A.F. ZUUR. 2012. « Spatial synchronies in the seasonal occurrence of larvae of oysters (*Crassostrea gigas*) and mussels (*Mytilus edulis/galloprovincialis*) in European coastal waters ». *Estuarine Coastal and Shelf Science*, volume 108, pp. 52-63.
- PIETRAFESA, L.J., J.M. MORRISON, M.P. MCCANN, J. CHURCHILL, E. BOHM, et R.W. HOUGHTON. 1994. « Water mass linkages between the Middle and South Atlantic bights ». *Deep Sea Research Part II*, volume 41, numéro 2-3, pp. 365-389.
- PIGGOTT, M.P., S.C. BANKS, P. TUNG, et L.B. BEHEREGARAY. 2008. « Genetic evidence for different scales of connectivity in a marine mollusc ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 365, pp. 127-136.
- PINEDA, J., J.A. HARE, et S. SPONAUGLE. 2007. « Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity ». *Oceanography*, volume 20, numéro 3, pp. 22-39.
- PINEIRA, J., H. QUESADA, E. ROLAN-ALVAREZ, et A. CABALLERO. 2008. « Genetic discontinuity associated with an environmentally induced barrier to gene exchange in the marine snail *Littorina saxatilis* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 357, pp. 175-184.
- PONUROVSKII, S.K. et N.K. KOLOTUKHINA. 2000. « Larval settlement of the bivalves *Mya arenaria* and *M. uzenensis* from scallop collectors in Vostok Bay, Sea of Japan ». *Russian Journal of Marine Biology*, volume 26, numéro 5, pp. 330-337.

- PORRI, F., T. JORDAAN, et C.D. MCQUAID. 2008. « Does cannibalism of larvae by adults affect settlement and connectivity of mussel populations? ». *Estuarine Coastal and Shelf Science*, volume 79, numéro 4, pp. 687-693.
- POWERS, S.P., M.A. BISHOP, J.H. GRABOWSKI, et C.H. PETERSON. 2006. « Distribution of the invasive bivalve *Mya arenaria* L. on intertidal flats of southcentral Alaska ». *Journal of Sea Research*, volume 55, numéro 3, pp. 207-216.
- PRITCHARD, J.K., M. STEPHENS, et P. DONNELLY. 2000. « Inference of population structure using multilocus genotype data ». *Genetics*, volume 155, numéro 2, pp. 945-959.
- QUEIROGA, H. et J. BLANTON. 2004. « Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. ». *Advances in Marine Biology*, volume 47, pp. 107-214.
- QUELLER, D. et K. GOODNIGHT. 1989. « Estimating relatedness using molecular markers. ». *Evolution*, volume 43, numéro 2, pp. 258-275.
- RAYMOND, M. et F. ROUSSET. 1995. « Genepop (version-1.2) - Population-genetics software for exact tests and ecumenicism ». *Journal of Heredity*, volume 86, numéro 3, pp. 248-249.
- REANEY, L.T., G. MAURER, P.R.Y. BACKWELL, et C.C. LINDE. 2012. « Paternity analysis of two male mating tactics in the fiddler crab, *Uca mjoebergi* ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, volume 66, numéro 7, pp. 1017-1024.
- REDJAH, I., F. OLIVIER, R. TREMBLAY, B. MYRAND, F. PERNET, U. NEUMEIER, et L. CHEVARIE. 2010. « The importance of turbulent kinetic energy on transport

- of juvenile clams (*Mya arenaria*) ». *Aquaculture*, volume 307, numéro 1-2, pp. 20-28.
- RIOS, C., J. CANALES, et J.B. PENA. 1996. « Genotype-dependent spawning: Evidence from a wild population of *Pecten jacobaeus* (L) (Bivalvia: Pectinidae) ». *Journal of Shellfish Research*, volume 15, numéro 3, pp. 645-651.
- ROBERT, G. et D.W. SMITH. 1980. « Surveys of soft-shell clam (*Mya arenaria*) populations in some closed areas of Charlotte County, New Brunswick ». *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 1567, 59pp.
- ROEGNER, G.C. 2000. « Transport of molluscan larvae through a shallow estuary ». *Journal of Plankton Research*, volume 22, numéro 9, pp. 1779-1800.
- ROPES, J.W. et A.P. STICKNEY. 1965. « Reproductive cycle of *Mya arenaria* in New England ». *Biological Bulletin*, volume 128, numéro 2, pp. 315-327.
- ROSEBERRY, L., B. VINCENT, et C. LEMAIRE. 1991. « Growth and reproduction of *Mya arenaria* in their intertidal zone of the Saint-Lawrence Estuary ». *Canadian Journal of Zoology*, volume 69, numéro 3, pp. 724-732.
- ROUSSET, F. 1997. « Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance ». *Genetics*, volume 145, numéro 4, pp. 1219-1228.
- ROUSSET, F. 2008. « GENEPOP ' 007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux ». *Molecular Ecology Resources*, volume 8, numéro 1, pp. 103-106.
- ROYER, J., C. SEGUINEAU, K.I. PARK, S. POUVREAU, K.S. CHOI, et K. COSTIL. 2008. « Gametogenetic cycle and reproductive effort assessed by two methods in 3

- age classes of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, reared in Normandy ». *Aquaculture*, volume 277, numéro 3-4, pp. 313-320.
- RUNDEL, C.W., M.B. WUNDER, A.H. ALVARADO, K.C. RUEGG, R. HARRIGAN, A. SCHUH, J.F. KELLY, R.B. SIEGEL, D.F. DESANTE, T.B. SMITH, et J. NOVEMBRE. 2013. « Novel statistical methods for integrating genetic and stable isotope data to infer individual-level migratory connectivity ». *Molecular Ecology* doi.10.1111/mec.12393.
- SAAVEDRA, C. et J.B. PENA. 2005. « Nucleotide diversity and Pleistocene population expansion in Atlantic and Mediterranean scallops (*Pecten maximus* and *P. jacobaeus*) as revealed by the mitochondrial 16S ribosomal RNA gene ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 323, numéro 2, pp. 138-150.
- SAENZ-AGUDELO, P., G.P. JONES, S.R. THORROLD, et S. PLANES. 2009. « Estimating connectivity in marine populations: an empirical evaluation of assignment tests and parentage analysis under different gene flow scenarios ». *Molecular Ecology*, volume 18, numéro 8, pp. 1765-1776.
- SAENZ-AGUDELO, P., G.P. JONES, S.R. THORROLD, et S. PLANES. 2012. « Patterns and persistence of larval retention and connectivity in a marine fish metapopulation ». *Molecular Ecology*, volume 21, numéro 19, pp. 4695-4705.
- SAINTE-MARIE, B., T. GOSSELIN, J.M. SEVIGNY, et N. URBANI. 2008. « The snow crab mating system: opportunity for natural and unnatural selection in a changing environment ». *Bulletin of Marine Science*, volume 83, numéro 1, pp. 131-161.

- SANTOS, S., C. CRUZEIRO, J.L. OLSEN, H.W. VAN DER VEER, et P.C. LUTTIKHUIZEN. 2012. « Isolation by distance and low connectivity in the peppery furrow shell *Scrobicularia plana* (Bivalvia) ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 462, numéro pp. 111-124.
- SANTOS, S.R. 2006. « Patterns of genetic connectivity among anchialine habitats: a case study of the endemic Hawaiian shrimp *Halocaridina rubra* on the island of Hawaii ». *Molecular Ecology*, volume 15, numéro 10, pp. 2699-2718.
- SAVENKOFF, C., A.F. VÉZINA, P.C. SMITH, et G. HAN. 2001. « Summer transports of nutrients in the Gulf of St. Lawrence estimated by inverse modelling ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, volume 52, numéro 5, pp. 565-587.
- SAWADA, H., H. SAITO, M. HOSOI, et H. TOYOHARA. 2008. « Evaluation of PCR methods for fixed bivalve larvae ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, volume 88, numéro 7, pp. 1441-1449.
- SCHMIDT, P.S., M.D. BERTNESS, et D.M. RAND. 2000. « Environmental heterogeneity and balancing selection in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* ». *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences*, volume 267, numéro 1441, pp. 379-384.
- SCHMIDT, P.S. et D.M. RAND. 2001. « Adaptive maintenance of genetic polymorphism in an intertidal barnacle: habitat- and life-stage-specific survivorship of *Mpi* genotypes ». *Evolution*, volume 55, numéro 7, pp. 1336-1344.
- SCHMIDT, P.S., E.A. SERRÃO, G.A. PEARSON, C. RIGINOS, P.D. RAWSON, T.J. HILBISH, S.H. BRAWLEY, G.C. TRUSSELL, E. CARRINGTON, D.S.

- WETHEY, J.W. GRAHAME, F. BONHOMME, et D.M. RAND. 2008. « Ecological genetics in the North Atlantic: environmental gradients and adaptation at specific loci ». *Ecology*, volume 89, numéro 11, pp. S91-S107.
- SCHUNTER, C., J. CARRERAS-CARBONELL, E. MACPHERSON, J. TINTORE, E. VIDAL-VIJANDE, A. PASCUAL, P. GUIDETTI, et M. PASCUAL. 2011. « Matching genetics with oceanography: directional gene flow in a Mediterranean fish species ». *Molecular Ecology*, volume 20, numéro 24, pp. 5167-5181.
- SELKOE, K.A. et R.J. TOONEN. 2006. « Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers ». *Ecology Letters*, volume 9, numéro 5, pp. 615-629.
- SELKOE, K.A., S.D. GAINES, J.E. CASELLE, et R.R. WARNER. 2006. « Current shifts and kin aggregation explain genetic patchiness in fish recruits ». *Ecology*, volume 87, numéro 12, pp. 3082-3094.
- SELKOE, K.A., C.M. HENZLER, et S.D. GAINES. 2008. « Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations ». *Fish and Fisheries*, volume 9, numéro 4, pp. 363-377.
- SELKOE, K.A., J.R. WATSON, C. WHITE, T. BEN HORIN, M. IACCHEI, S. MITARAI, D.A. SIEGEL, S.D. GAINES, et R.J. TOONEN. 2010. « Taking the chaos out of genetic patchiness: seascape genetics reveals ecological and oceanographic drivers of genetic patterns in three temperate reef species ». *Molecular Ecology*, volume 19, numéro 17, pp. 3708-3726.

- SEVIGNY, J.M., A. VALENTIN, A. TALBOT, et N. MENARD. 2009. « Connectivité entre les populations du fjord du Saguenay et celles du Golfe du Saint-Laurent ». *Revue des Sciences de l'Eau*, volume 22, numéro 2, pp. 315-339.
- SHANKS, A.L. 2009. « Pelagic larval duration and dispersal distance revisited ». *Biological Bulletin*, volume 216, numéro 3, pp. 373-385.
- SHANKS, A.L. et L. BRINK. 2005. « Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 302, pp. 1-12.
- SHANKS, A.L., J. LARGIER, et J. BRUBAKER. 2003. « Observations on the distribution of meroplankton during an upwelling event ». *Journal of Plankton Research*, volume 25, numéro 6, pp. 645-667.
- SHANKS, A.L. et R.K. SHEARMAN. 2009. « Paradigm lost? Cross-shelf distributions of intertidal invertebrate larvae are unaffected by upwelling or downwelling ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 385, numéro pp. 189-204.
- SHEARMAN, R.K. et S.J. LENTZ. 2010. « Long-term sea surface temperature variability along the US East Coast ». *Journal of Physical Oceanography*, volume 40, numéro 5, pp. 1004-1017.
- SHENG, J. 2001. « Dynamics of a buoyancy-driven coastal jet: the Gaspé Current ». *Journal of Physical Oceanography*, volume 31, numéro 11, pp. 3146-3162.
- SHIAH, F.-K. et H.W. DUCKLOW. 1994. « Temperature regulation of heterotrophic bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay ». *Limnology and Oceanography*, volume 39, numéro 6, pp. 1243-1258.

- SHIELDS, J.L., J.W. HEATH, et D.D. HEATH. 2010. « Marine landscape shapes hybrid zone in a broadcast spawning bivalve: introgression and genetic structure in Canadian west coast *Mytilus* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 399, pp. 211-223.
- SHORE, J.A., C.G. HANNAH, et J.W. LODER. 2000. « Drift pathways on the western Scotian Shelf and its environs ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 57, numéro 12, pp. 2488-2505.
- SIAH, A., M. DELAPORTE, J. PARISEAU, P. MCKENNA, et F.C.J. BERTHE. 2008a. « Patterns of p53, p73 and mortalin gene expression associated with haemocyte polyploidy in the soft-shell clam, *Mya arenaria* ». *Journal of Invertebrate Pathology*, volume 98, numéro 2, pp. 148-152.
- SIAH, A., C. DOHOO, P. MCKENNA, M. DELAPORTE, et F.C.J. BERTHE. 2008b. « Selecting a set of housekeeping genes for quantitative real-time PCR in normal and tetraploid haemocytes of soft-shell clams, *Mya arenaria* ». *Fish & Shellfish Immunology*, volume 25, numéro 3, pp. 202-207.
- SIEGEL, D.A., B.P. KINLAN, B. GAYLORD, et S.D. GAINES. 2003. « Lagrangian descriptions of marine larval dispersion ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 260, pp. 83-96.
- SIGURDSSON, J.B., C.W. TITMAN, et P.A. DAVIES. 1976. « The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads ». *Nature*, volume 262, pp. 386-387.

- SIMON, T.N. et D.R. LEVITAN. 2011. « Measuring fertilization success of broadcast-spawning marine invertebrates within seagrass meadows ». *Biological Bulletin*, volume 220, numéro 1, pp. 32-38.
- SKOLD, M., S.R. WING, et P.V. MLADENOV. 2003. « Genetic subdivision of a sea star with high dispersal capability in relation to physical barriers in a fjordic seascape ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 250, pp. 163-174.
- SLATKIN, M. 1985. « Rare alleles as indicators of gene flow ». *Evolution*, volume 39, numéro 1, pp. 53-65.
- SO, J.J., S. UTHICKE, J.F. HAMEL, et A. MERCIER. 2011. « Genetic population structure in a commercial marine invertebrate with long-lived lecithotrophic larvae: *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea) ». *Marine Biology*, volume 158, numéro 4, pp. 859-870.
- SOKAL, R.R. et F.J. ROHLF. 1995. *Biometry*. 3^e édition. New-York (New-York, É.-U.): W.H. Freeman and Company. 887 p.
- SOONG, K., Y.J. LIN, S.M. CHAO, et D. CHANG. 2009. « Spawning time of two shallow-water brittle stars ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 376, pp. 165-171.
- SOTKA, E.E., J.P. WARES, J.A. BARTH, R.K. GROSBERG, et S.R. PALUMBI. 2004. « Strong genetic clines and geographical variation in gene flow in the rocky intertidal barnacle *Balanus glandula* ». *Molecular Ecology*, volume 13, numéro 8, pp. 2143-2156.

- SPALDING, M.D., H.E. FOX, B.S. HALPERN, M.A. MCMANUS, J. MOLNAR, G.R. ALLEN, N. DAVIDSON, Z.A. JORGE, A.L. LOMBANA, S.A. LOURIE, K.D. MARTIN, E. MCMANUS, C.A. RECCHIA, et J. ROBERTSON. 2007. « Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas ». *Bioscience*, volume 57, numéro 7, pp. 573-583.
- ST-ONGE, P. et G. MIRON. 2007. « Effects of current speed, shell length and type of sediment on the erosion and transport of juvenile softshell clams (*Mya arenaria*) ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 349, numéro 1, pp. 12-26.
- ST-ONGE, P., G. MIRON, et G. MOREAU. 2007. « Burrowing behaviour of the softshell clam (*Mya arenaria*) following erosion and transport ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 340, numéro 1, pp. 103-111.
- ST-ONGE, P., E. PARENT, J.M. SEVIGNY, R. TREMBLAY, et R. RIOUX-PARE. 2011. « Isolation and characterization of eight novel microsatellite markers for the softshell clam (*Mya arenaria*) ». *Molecular Ecology Resources Primer Database*. En ligne. Volume mer-11-0122, <http://tomato.bio.trinity.edu/manuscripts/11-6/mer-11-0122.pdf>>. Consulté le 1er octobre 2011.
- ST-ONGE, P., J.M. SEVIGNY, C. STRASSER, et R. TREMBLAY. 2013. « Strong population differentiation of softshell clams (*Mya arenaria*) sampled across seven biogeographic marine ecoregions: possible selection and isolation by distance ». *Marine Biology*, volume 160, numéro 5, pp. 1065-1081.

- STRASSER, C.A. et P.H. BARBER. 2009. « Limited genetic variation and structure in softshell clams (*Mya arenaria*) across their native and introduced range ». *Conservation Genetics*, volume 10, numéro 4, pp. 803-814.
- STRASSER, C.A., L.S. MULLINEAUX, et S.R. THORROLD. 2008a. « Temperature and salinity effects on elemental uptake in the shells of larval and juvenile softshell clams *Mya arenaria* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 370, pp. 155-169.
- STRASSER, C.A., L.S. MULLINEAUX, et B.D. WALTHER. 2008b. « Growth rate and age effects on *Mya arenaria* shell chemistry: Implications for biogeochemical studies ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 355, numéro 2, pp. 153-163.
- STRASSER, C.A., S.R. THORROLD, V.R. STARCZAK, et L.S. MULLINEAUX. 2007. « Laser ablation ICP-MS analysis of larval shell in softshell clams (*Mya arenaria*) poses challenges for natural tag studies ». *Limnology and Oceanography Methods*, volume 5, pp. 241-249.
- STRASSER, M. 1999. « *Mya arenaria* - an ancient invader of the North Sea coast ». *Helgoland Marine Research*, volume 52, numéro pp. 309-324.
- STRATHMANN, R. 1974. « The spread of sibling larvae of sedentary marine invertebrates ». *The American Naturalist*, volume 108, numéro 959, pp. 29-44.
- SUNEETHA, K.B. et G. NAEVDAL. 2001. « Genetic and morphological stock structure of the pearlside, *Maurolicus muelleri* (Pisces, Sternoptychidae), among Norwegian fjords and offshore area ». *Sarsia*, volume 86, numéro 3, pp. 191-201.

- TAKAHATA, N. et M. NEI. 1984. « F_{ST} and G_{ST} statistics in the finite island model ». *Genetics*, volume 107, pp. 501-504.
- TAMBURRI, M.N., C.M. FINELLI, D.S. WETHEY, et R.K. ZIMMER-FAUST. 1996. « Chemical induction of larval settlement behavior in flow ». *Biological Bulletin*, volume 191, numéro 3, pp. 367-373.
- TARIS, N., P. BOUDRY, F. BONHOMME, M.D. CAMARA, et S. LAPEGUE. 2009. « Mitochondrial and nuclear DNA analysis of genetic heterogeneity among recruitment cohorts of the European flat oyster *Ostrea edulis* ». *Biological Bulletin*, volume 217, numéro 3, pp. 233-241.
- THOMPSON, C.M., R.H. YORK, et S.M. GALLAGER. 2012. « Species-specific abundance of bivalve larvae in relation to biological and physical conditions in a Cape Cod estuary ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 469, pp. 53-69.
- THORROLD, S.R., D.C. ZACHERL, et L.A. LEVIN. 2007. « Population connectivity and larval dispersal using geochemical signatures in calcified structures ». *Oceanography*, volume 20, numéro 3, pp. 80-89.
- THORSON, G. 1950. « Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates ». *Biological Reviews*, volume 25, numéro 1, pp. 1-45.
- THORSON, G. 1961. « Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents ». Dans *Oceanography*, sous la direction de M. Sears. pp. 455-474. Washington (District de Colombie, É.-U.): American Association for the Advancement of Science

- TODD, C.D. 1998. « Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? ». *Hydrobiologia*, volume 375/376, pp. 1-21.
- TOUPOINT, N., L. GILMORE-SOLOMON, F. BOURQUE, B. MYRAND, F. PERNET, F. OLIVIER, et R. TREMBLAY. 2012a. « Match/mismatch between the *Mytilus edulis* larval supply and seston quality: effect on recruitment ». *Ecology*, volume 93, numéro 8, pp. 1922-1934.
- TOUPOINT, N., V. MOHIT, I. LINOSSIER, N. BOURGOUGNON, B. MYRAND, F. OLIVIER, C. LOVEJOY, et R. TREMBLAY. 2012b. « Effect of biofilm age on settlement of *Mytilus edulis* ». *Biofouling*, volume 28, numéro 9, pp. 985-1001.
- TREML, E.A. et P.N. HALPIN. 2012. « Marine population connectivity identifies ecological neighbors for conservation planning in the Coral Triangle ». *Conservation Letters*, volume 5, numéro 6, pp. 441-449.
- TSANG, L.M., B.K.K. CHAN, T.H. WU, W.C. NG, T. CHATTERJEE, G.A. WILLIAMS, et K.H. CHU. 2008. « Population differentiation in the barnacle *Chthamalus malayensis*: postglacial colonization and recent connectivity across the Pacific and Indian Oceans ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 364, pp. 107-118.
- UNDERWOOD, A.J. et P.G. FAIRWEATHER. 1989. « Supply-side ecology and benthic marine assemblages ». *Trends in Ecology & Evolution*, volume 4, numéro 1, pp. 16-20.

- VAN DE CASTEELE, T., P. GALBUSERA, et E. MATTHYSEN. 2001. « A comparison of microsatellite-based pairwise relatedness estimators ». *Molecular Ecology*, volume 10, numéro 6, pp. 1539-1549.
- VAN DER MEER, M.H., J.B. HORNE, M.G. GARDNER, J.P.A. HOBBS, M. PRATCHETT, et L. VAN HERWERDEN. 2013. « Limited contemporary gene flow and high self-replenishment drives peripheral isolation in an endemic coral reef fish ». *Ecology and Evolution*, volume 3, numéro 6, pp. 1653-1666.
- VAN OOSTERHOUT, C., W.F. HUTCHINSON, D.P.M. WILLS, et P. SHIPLEY. 2004. « MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data ». *Molecular Ecology Notes*, volume 4, numéro 3, pp. 535-538.
- VARELA, M.A., A. MARTINEZ-LAGE, et A.M. GONZALEZ-TIZON. 2009. « Temporal genetic variation of microsatellite markers in the razor clam *Ensis arcuatus* (Bivalvia: Pharidae) ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, volume 89, numéro 8, pp. 1703-1707.
- VARELA, M.A., A. MARTINEZ-LAGE, et A.M. GONZALEZ-TIZON. 2012. « Genetic heterogeneity in natural beds of the razor clam *Ensis siliqua* revealed by microsatellites ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, volume 92, numéro 1, pp. 171-177.
- VASSILIEV, T., S.R. FEGLEY, et W.R. CONGLETON. 2010. « Regional differences in initial settlement and juvenile recruitment of *Mya arenaria* L. (soft-shell clam) in Maine ». *Journal of Shellfish Research*, volume 29, numéro 2, pp. 337-346.

- VELIZ, D., E. BOURGET, et L. BERNATCHEZ. 2004. « Regional variation in the spatial scale of selection at MPI* and GPI* in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Crustacea) ». *Journal of Evolutionary Biology*, volume 17, numéro 5, pp. 953-966.
- VELIZ, D., P. DUCHESNE, E. BOURGET, et L. BERNATCHEZ. 2006. « Genetic evidence for kin aggregation in the intertidal acorn barnacle (*Semibalanus balanoides*) ». *Molecular Ecology*, volume 15, numéro 13, pp. 4193-4202.
- VÉZINA, A.F., Y. GRATTON, et P. VINET. 1995. « Mesoscale physical - biological variability during a summer phytoplankton bloom in the lower St Lawrence Estuary ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, volume 41, numéro 4, pp. 393-411.
- VIARD, F., C. ELLIEN, et L. DUPONT. 2006. « Dispersal ability and invasion success of *Crepidula fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval dispersal model ». *Helgoland Marine Research*, volume 60, numéro 2, pp. 144-152.
- VIRGILIO, M. et M. ABBIATI. 2006. « Temporal changes in the genetic structure of intertidal populations of *Hediste diversicolor* (Polychaeta: Nereididae) ». *Journal of Sea Research*, volume 56, numéro 1, pp. 53-58.
- VUILLEUMIER, S., J. GOUDET, et N. PERRIN. 2010. « Evolution in heterogeneous populations: from migration models to fixation probabilities ». *Theoretical Population Biology*, volume 78, numéro 4, pp. 250-258.
- WANG, J. 2007. « Triadic IBD coefficients and applications to estimating pairwise relatedness ». *Genetics Research*, volume 89, numéro 3, pp. 135-153.

- WANG, J. 2009. « A new method for estimating effective population sizes from a single sample of multilocus genotypes. ». *Molecular Ecology*, volume 18, numéro 10, pp. 2148-2164.
- WANG, J. et A.W. SANTURE. 2009. « Parentage and sibship inference from multi-locus genotype data under polygamy ». *Genetics*, volume 181, numéro 4, pp. 1579-1594.
- WANG, J.L. 2002. « An estimator for pairwise relatedness using molecular markers ». *Genetics*, volume 160, numéro 3, pp. 1203-1215.
- WANG, J.L. 2011. « COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients ». *Molecular Ecology Resources*, volume 11, numéro 1, pp. 141-145.
- WAPLES, R.S. 1989. « Temporal variation in allele frequencies - testing the right hypothesis ». *Evolution*, volume 43, numéro 6, pp. 1236-1251.
- WAPLES, R.S., A.E. PUNT, et J.M. COPE. 2008. « Integrating genetic data into management of marine resources: how can we do it better? ». *Fish and Fisheries*, volume 9, numéro 4, pp. 423-449.
- WARES, J.P. 2002. « Community genetics in the Northwestern Atlantic intertidal ». *Molecular Ecology*, volume 11, numéro 7, pp. 1131-1144.
- WARES, J.P. et C.W. CUNNINGHAM. 2001. « Phylogeography and historical ecology of the North Atlantic intertidal ». *Evolution*, volume 55, numéro 12, pp. 2455-2469.
- WATSON, J.R., C.G. HAYS, P.T. RAIMONDI, S. MITARAI, C. DONG, J.C. MCWILLIAMS, C.A. BLANCHETTE, J.E. CASELLE, et D.A. SIEGEL. 2011. «

Currents connecting communities: nearshore community similarity and ocean circulation ». *Ecology*, volume 92, numéro 6, pp. 1193-1200.

WEBSTER, N.S., R. SOO, R. COBB, et A.P. NEGRI. 2011. « Elevated seawater temperature causes a microbial shift on crustose coralline algae with implications for the recruitment of coral larvae ». *Isme Journal*, volume 5, numéro 4, pp. 759-770.

WEERSING, K. et R.J. TOONEN. 2009. « Population genetics, larval dispersal, and connectivity in marine systems ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 393, pp. 1-12.

WEI, K.J., A.R. WOOD, et J.P.A. GARDNER. 2013a. « Population genetic variation in the New Zealand greenshell mussel: locus-dependent conflicting signals of weak structure and high gene flow balanced against pronounced structure and high self-recruitment ». *Marine Biology*, volume 160, numéro 4, pp. 931-949.

WEI, K.J., A.R. WOOD, et J.P.A. GARDNER. 2013. « Seascape genetics of the New Zealand greenshell mussel: sea surface temperature explains macrogeographic scale genetic variation ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 477, numéro pp. 107-121.

WEIR, B.S. et C.C. COCKERHAM. 1984. « Estimating F-statistics for the analysis of population structure ». *Evolution*, volume 38, numéro 6, pp. 1358-1370.

WERNER, F.E., R.K. COWEN, et C.B. PARIS. 2007. « Coupled biological and physical models present capabilities and necessary developments for future studies of population connectivity ». *Oceanography*, volume 20, numéro 3, pp. 54-69.

- WESTGAARD, J.I. et S.E. FEVOLDEN. 2007. « Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in inner and outer coastal zones of northern Norway display divergent genetic signature at non-neutral loci ». *Fisheries Research*, volume 85, numéro 3, pp. 306-315.
- WHALAN, S., P. ETTINGER-EPSTEIN, et R. DE NYS. 2008. « The effect of temperature on larval pre-settlement duration and metamorphosis for the sponge, *Rhopaloeides odorabile* ». *Coral Reefs*, volume 27, numéro 4, pp. 783-786.
- WHORISKEY, F.G., P. BROOKING, G. DOUCETTE, S. TINKER, et J.W. CARR. 2006. « Movements and survival of sonically tagged farmed Atlantic salmon released in Cobscook Bay, Maine, USA ». *Ices Journal of Marine Science*, volume 63, numéro 7, pp. 1218-1223.
- WIDDOWS, J. 1991. « Physiological ecology of mussel larvae ». *Aquaculture*, volume 94, numéro 2-3, pp. 147-163.
- WRIGHT, S. 1931. « Evolution in mendelian populations ». *Genetics*, volume 16, numéro pp. 97-159.
- WRIGHT, S. 1943. « Isolation by distance ». *Genetics*, volume 28, numéro pp. 114-138.
- YASUDA, N., S. NAGAI, M. HAMAGUCHI, K. OKAJI, K. GERARD, et K. NADAOKA. 2009. « Gene flow of *Acanthaster planci* (L.) in relation to ocean currents revealed by microsatellite analysis ». *Molecular Ecology*, volume 18, numéro 8, pp. 1574-1590.
- YOSHINAGA, M.Y., P.Y.G. SUMIDA, I.C.A. SILVEIRA, A.M. CIOTTI, S.A. GAETA, L. PACHECO, et A.G. KOETTKER. 2010. « Vertical distribution of benthic invertebrate larvae during an upwelling event along a transect off the tropical

- Brazilian continental margin ». *Journal of Marine Systems*, volume 79, numéro 1-2, pp. 124-133.
- YOUNG, C.M. 1990. « Larval ecology of marine invertebrates - a sesquicentennial history ». *Ophelia*, volume 32, numéro 1-2, pp. 1-48.
- YOUNG, A.M., C. TORRES, J.E. MACK, et C.W. CUNNINGHAM. 2002. « Morphological and genetic evidence for vicariance and refugium in Atlantic and Gulf of Mexico populations of the hermit crab *Pagurus longicarpus* ». *Marine Biology*, volume 140, numéro 5, pp. 1059-1066.
- YUND, P.O. 2000. « How severe is sperm limitation in natural populations of marine free-spawners? ». *Trends in Ecology & Evolution*, volume 15, numéro 1, pp. 10-13.
- ZACHERL, D.C., P.H. MANRIQUEZ, G. PARADIS, R.W. DAY, J.C. CASTILLA, R.R. WARNER, D.W. LEA, et S.D. GAINES. 2003a. « Trace elemental fingerprinting of gastropod statoliths to study larval dispersal trajectories ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 248, pp. 297-303.
- ZACHERL, D.C., G. PARADIS, et D.W. LEA. 2003b. « Barium and strontium uptake into larval protoconchs and statoliths of the marine neogastropod *Kelletia kelletii* ». *Geochimica et Cosmochimica Acta*, volume 67, numéro 21, pp. 4091.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4^e édition. Upper Saddle (New-Jersey, É.-U.): Prentice Hall. 663 p.
- ZHAN, A.B., Z.M. BAO, X.L. HU, W. LU, S. WANG, W. PENG, M.L. WANG, M. HUI,

- et J.J. HU. 2008a. « Accurate methods of DNA extraction and PCR-based genotyping for single scallop embryos/larvae long preserved in ethanol ». *Molecular Ecology Resources*, volume 8, numéro 4, pp. 790-795.
- ZHAN, A.B., X.L. HU, L.S. BAO, W. LU, W. PENG, M.L. WANG, et J.J. HU. 2008b. « Molecular identification of scallop planktonic larvae using species-specific microsatellites ». *Acta Oceanologica Sinica*, volume 27, numéro 5, pp. 134-146.
- ZHAN, A., J. HU, X. HU, M. HUI, M. WANG, W. PENG, X. HUANG, S. WANG, W. LU, C. SUN, et Z. BAO. 2009. « Fine-scale population genetic structure of Zhikong scallop (*Chlamys farreri*): do local marine currents drive geographical differentiation? ». *Marine Biotechnology*, volume 11, pp. 223-235.
- ZUCCARELLO, G.C. et J.A. WEST. 2003. « Multiple cryptic species: Molecular diversity and reproductive isolation in the *Bostrychia radicans*/*B. moritziana* complex (Rhodomelaceae, Rhodophyta) with focus on North American isolates ». *Journal of Phycology*, volume 39, numéro 5, pp. 948-959.
- ZWARTS, L. et J. WANINK. 1989. « Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves ». *Marine Biology*, volume 100, numéro 2, pp. 227-240.

